

**Revue des connaissances  
sur la faune benthique  
des milieux margino-littoraux  
d'Afrique de l'Ouest**

*Première partie : biologie et écologie des espèces*

Guillaume S. F. ZABI (1) et Pierre LE Lœuff (2)

**RÉSUMÉ**

*Cette première partie traite des espèces peuplant les milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest : morphologie externe et interne, observations de terrain sur leur biologie et leur écologie, expérimentations sur leur comportement et leur écophysiologie. L'exposé suit l'ordre de la classification systématique des espèces.*

*Le cycle vital de la polychète serpulide *Ficopomatus uschakovi* est étudié en zone portuaire de la lagune de Lagos au Nigeria (maturation des gonades, ponte, recrutement, croissance, mortalité) en fonction des variations de salinité. Quelques indications sont également données sur la biologie de *Hydroides uncinata* (?) dans le même milieu.*

*Chez les crustacés, le mode de vie (biotope) de quelques isopodes (*Ligia exotica*, *Ligia olfersi*, *Excirrolana latipes*, *Sphaeroma terebrans*) de l'estuaire du Congo est observé. Le cirripède *Balanus pallidus stultsburi* fait l'objet, en lagune de Lagos, de travaux analogues à ceux déjà évoqués à propos de *Ficopomatus*. L'adaptation à la salinité est analysée chez les brachyours *Uca tangeri* et *Cardisoma armatum*; le comportement de ce dernier crabe, au moment de l'accouplement, est décrit. On dispose de données sur le cycle biologique (reproduction, migrations) de *Callinectes amnicola* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire), sur la distribution et le comportement alimentaire de *Goniopsis pelii* et *Sesarma elegans* dans les mangroves du delta du Niger (Nigeria). Quelques travaux sont consacrés à la bioécologie de la crevette caride *Nematopalaemon hastatus* (distribution, reproduction, alimentation) dans les lagunes du Nigeria; une autre crevette, *Macrobrachium vollenhovenii*, qui présente un intérêt économique au plan local, est étudiée de façon plus approfondie au Liberia, au Nigeria et surtout en Côte-d'Ivoire; les résultats concernent le cycle biologique de l'espèce (importance des migrations), l'écophysiologie des larves et des adultes (reproduction et développement en fonction des variations de salinité et de température), l'exploitation par les pêcheries; l'apparition d'une espèce indo-pacifique, *Macrobrachium equidens*, est signalée dans le delta du Niger.*

*Les recherches menées en lagune de Lagos sur deux espèces de mollusques gastropodes du genre *Neritina*, *Neritina glabrata* et *Neritina kuramoensis*, portent sur la distribution en relation avec la nature des fonds, la reproduction, le comportement en rapport avec la dessiccation (*Neritina kuramoensis*), la production (*Neritina glabrata*). Dans le genre *Pachymelania*, on note des travaux (Sénégal, Côte-d'Ivoire, Nigeria, Cameroun) sur l'anatomie, les variations morphologiques de la coquille (*Pachymelania fusca*), les variations de coloration de la coquille (*Pachymelania aurita*), la répartition en fonction des sédiments et de la salinité, le comportement trophique, la résistance aux fluctuations de salinité et à la dessiccation; des valeurs de densité, de biomasse et de production sont mesurées en lagune de Lagos (*Pachymelania aurita*). Enfin, chez *Tympanotonus fuscatus*, on dispose de résultats*

(1) Centre de recherches océanographiques, BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

(2) Antenne Orstom, centre Ifremer, rue de l'Ile-d'Yeu, BP 1049, 44037 Nantes cedex 01.

d'observations sur l'anatomie interne, sur le polymorphisme de la coquille et la distribution en fonction de la nature du sédiment (Sénégal, Cameroun).

Dans le groupe des mollusques bivalves, *Anadara senilis* fait l'objet de nombreuses recherches (Ghana, Sierra Leone, Nigeria, Mauritanie), sur l'organisation interne, l'écologie (répartition selon les conditions de milieu), la dynamique (reproduction, croissance, structure en tailles, sex ratio, mortalité, exploitation par l'homme); en laboratoire, des expériences analysent le comportement en relation avec les variations de salinité, ainsi que la physiologie de la respiration. L'huître de palétuvier, *Crassostrea gasar*, du fait d'une importance économique notable dans la région, est une espèce souvent étudiée (Sénégal, Guinée, Sierra Leone, Nigeria, Congo) et son cycle biologique est maintenant bien connu; des travaux sont publiés sur la reproduction (sex ratio, maturation des gonades, ponte, vie larvaire, fixation du naissain), la croissance, la nutrition, la mortalité et ses causes (compétition, prédation, parasites), et les facteurs qui agissent sur ces phénomènes. En lagune de Lagos, quelques travaux sur *Iphigenia truncata* contribuent à la connaissance de l'anatomie interne de ce lamellibranche, de sa répartition selon les sédiments et les saisons (salinité), de son comportement et de sa tolérance vis-à-vis des variations de salinité. On dispose aussi d'informations intéressantes (Côte-d'Ivoire, Bénin) sur le petit bivalve *Corbula trigona*, qui peut atteindre des effectifs très importants en certains sites; les observations portent sur la distribution et les densités en fonction de la nature du sédiment et la salinité, la dynamique des populations (reproduction, croissance, mortalité, structure démographique, biomasses, production); des expérimentations permettent de déterminer les seuils de tolérance aux fluctuations de salinité et de teneur en oxygène des eaux. Enfin, la distribution en lagune Ébrié, compte tenu des conditions de salinité, des trois principales espèces de tarets (*Teredo petiti*, *Teredo adami*, *Bankia badigaensis*) est précisée, ainsi que les conditions de fixation des larves et les caractères de leur morphologie externe et interne.

Chez les Échinodermes, on signale l'installation, dans le delta du Niger, de l'oursin indo-pacifique *Temnopleurus toreumatichus* qui atteint aujourd'hui des effectifs tels qu'il constitue une nuisance pour les activités de pêche artisanale.

Au Nigeria, les populations littorales marines du Céphalocordé *Branchiostoma nigeriense* peuvent coloniser temporairement en saison sèche certains fonds sableux de la lagune de Lagos où leur cycle vital est étudié (ponte, vie larvaire, recrutement, croissance, mortalité à l'arrivée de la saison des pluies) ainsi que les relations avec la nature du sédiment et le comportement expérimental en rapport avec la salinité et la température.

MOTS CLÉS : Afrique de l'Ouest — Benthos — Biologie — Écologie — Estuaires — Lagunes — Mangroves — Tropical.

#### ABSTRACT

#### BENTHIC FAUNA IN "MARGINO-LITTORAL" SYSTEMS OF WEST AFRICA, A REVIEW. PART I : BIOLOGY AND ECOLOGY OF THE SPECIES

The part I of this work deals with the benthic species living in the "marginolittoral" systems (estuary, lagoons, mangroves) of West Africa. Morphology, functional anatomy, field observations on biology and ecology, and experiments on behaviour and ecophysiology are taken into account. The systematic order is followed throughout the text.

The life history of the serpulid polychaete *Ficopomatus uschakovi* has been studied in Lagos Harbour, Nigeria (gonad maturation, spawning, settlement of larvae, growth, mortality rate) related to seasonal variability of salinity. Some information is also given about the biology of *Hydroides uncinata* (?) in the same area.

Among the crustacea, data are available on some isopod species (*Ligia exotica*, *Ligia olfersi*, *Excirolana latipes*, *Sphaeroma terebrans*) in the Congo estuary. Research work has also been carried out on the cirriped *Balanus pallidus* *stutsburi* in Lagos Harbour, in the same way as for *Ficopomatus*. Adaptation to variations of salinity is analysed among the brachyuran species *Uca tangeri* and *Cardisoma armatum*; the mating behaviour of *Cardisoma* is also described. An account is given of the life cycle (reproduction, migrations) of *Callinectes amnicola* in Ébrié lagoon (Côte-d'Ivoire), and of the distribution and feeding habits of *Goniopsis pelii* and *Sesarma elegans* in the Niger Delta mangroves (Nigeria). Some works are published on the bioecology of the caridean prawn *Nematopalaeomon hastatus* (distribution, breeding, feeding habits) in the lagoons of Nigeria. Another prawn, *Macrobrachium vollenhovenii*, which presents an economic local interest, is more thoroughly studied (Liberia, Nigeria, Côte-d'Ivoire), with results on life history (with an important migration phase), larval and adult ecophysiology (breeding and development related to salinity and temperature variations), and fishery exploitation; an indo-pacific species, *Macrobrachium equidens*, is now reported in the Niger Delta.

Some studies, in Lagos lagoon, concern two species of gastropod mollusca, *Neritina glabrata*, and *Neritina kuramoensis* and deal with distribution, function of bottom deposits, breeding, behaviour related to desiccation, and

the production of *Neritina glabrata*. Among species belonging to the genus *Pachymelania*, some works (from Senegal, Côte-d'Ivoire, Nigeria, Cameroon) concern anatomy, morphological variability of the shell (*Pachymelania fusca*), colour patterns variations of the shell (*Pachymelania aurita*), distribution according to sediment composition and salinity, trophic behaviour, and resistance to salinity variations and desiccation; some values of density, biomass and production are given (for *Pachymelania aurita*) in Lagos lagoon. Results are also available for *Tympanotonus fuscatus*: functional anatomy, shell polymorphism, and abundance pattern in relation to the nature of deposits (Senegal, Cameroon).

Among bivalve molluscs, many studies concern *Anadara senilis* (Ghana, Sierra Leone, Mauritanie), its internal organization, ecology (distribution according to the environmental conditions), population dynamics (breeding, growth, size structure, sex ratio, mortality, exploitation); from laboratory work, behaviour related to variations of salinity, and the physiology of respiration, are analysed. The mangrove oyster, *Crassostrea gasar*, is often studied (Senegal, Guinea, Sierra Leone, Nigeria, Congo), owing to its regional economic importance; so its life cycle is now well known. There is also information on breeding (sex ratio, gonad maturation, spawning, larval development, spat settlement), growth, feeding habits, mortality and its causes, competition, predation, parasites, with regard to the environmental factors acting on all these biological phenomena. Some field and laboratory studies on *Iphigenia truncata* in Lagos lagoon deal with functional anatomy, distribution, function of sediment structure and seasonal variations (salinity), and the effects of experimental fluctuations of salinity (behaviour, tolerance). Interesting information is available (Côte-d'Ivoire, Benin) concerning the small bivalve *Corbula trigona* which can reach high densities in some areas; there are observations on distribution and abundance in relation to the nature of deposits and salinity gradient, population dynamics (reproduction, growth, mortality, demographic structure, biomass, production). Laboratory experiments enable the determination of tolerance limits to the fluctuations of salinity and oxygen content. Studies also exist on the distribution — salinity relationships of the three main species of shipworms (*Teredo petiti*, *Teredo adami*, *Bankia badigaensis*) in Ebrié lagoon, as well as the settlement of larvae and the external and internal morphological characteristics.

Among echinoderms, the recent settling in the Niger Delta of the indo-pacific urchin, *Temnopleurus toreumatichus*, is now so important that it is a major pest to artisanal fishing.

In Nigeria, the littoral marine population of the lancelet *Branchiostoma nigeriense* (Cephalocordata) is able to colonize, during the dry season, the sand deposits of the Lagos lagoon where the lancelets initiate a biological cycle involving spawning, larval development, recruitment, growth and mortality at the beginning of the wet season. Relations with the nature of the deposits and effects of salinity and temperature variations on behaviour have been experimentally studied.

KEY WORDS : West Africa — Benthos — Biology — Ecology — Estuaries — Lagoons — Mangroves — Tropical.

### Avant-propos

La préparation d'une synthèse des recherches sur la faune benthique de la lagune Ébrié, contribution à l'ouvrage Orstom, à paraître, *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. 2. L'exemple de la lagune Ébrié* (DURAND, DUFOUR, GUIRAL, ZABI, éditeurs scientifiques), a donné l'occasion de réunir une importante bibliographie, consacrée aux invertébrés et peuplements benthiques rencontrés en Afrique de l'Ouest dans ce type (3) d'écosystèmes (estuaires, lagunes, mangroves littorales).

Les publications ainsi répertoriées, puis analysées, représentent, sinon la totalité, du moins la plupart des résultats obtenus par les scientifiques dans cette région. Leur somme, sans être négligeable, n'est pas considérable, et prendre en considération la totalité des travaux ne constitue pas encore une entreprise insurmontable. D'où l'idée de mettre à la disposition des benthologues qui mènent aujourd'hui leurs recherches sur un aspect ou l'autre de ce vaste ensemble de milieux aquatiques, ou qui préparent de futurs programmes, une revue de toutes

(3) Le terme de *marginolittoral*, proposé il y a une vingtaine d'années par LÉVY (1970), s'applique bien à l'ensemble des écosystèmes rencontrés le long de la côte d'Afrique de l'Ouest, bien qu'il soit moins général que celui de *paralique*, répandu dans la littérature anglo-saxonne et utilisé par LANG et PARADIS (1977) qui qualifient le domaine marginolittoral du Bénin méridional d'environnement paralique. Depuis, ce dernier terme a été adopté par un groupe de chercheurs spécialistes des lagunes méditerranéennes (GUÉLORGET et PERTHUISOT, 1983) pour qualifier les milieux qu'ils étudient. L'une et l'autre formulation s'appliquent, le plus souvent, à des eaux saumâtres, mais aussi, et fréquemment en Afrique de l'Ouest, à des eaux sursalées.

les connaissances acquises à ce jour sur les organismes (biologie, écologie, physiologie, production) et sur les peuplements (structure, organisation).

La démarche adoptée consiste à analyser chaque texte aussi rigoureusement que possible pour en tirer une information à la fois complète et concise. Bien entendu, la valeur de l'information est très variable selon les publications; d'où certainement, pour le lecteur, l'impression parfois d'une qualité inégale du texte, d'un paragraphe à l'autre.

Le propos vise enfin, en conclusion, à mettre en évidence les traits les plus importants et les plus originaux des écosystèmes, en considérant qu'il ne peut s'agir, pour l'instant, compte tenu du nombre de milieux qui restent encore pratiquement inconnus et du caractère tout à fait partiel de la plupart des résultats, que de considérations provisoires. Une réflexion approfondie ne pourra avoir lieu tant qu'un panorama complet des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest n'aura pas été obtenu. Elle devra aussi tenir compte de toutes les informations disponibles dans les autres compartiments biologiques et ne pourra donc être menée qu'avec la collaboration de nombreux spécialistes.

On notera dans cet avant-propos, qu'en Afrique de l'Ouest, comme en d'autres régions, les recherches consacrées aux invertébrés benthiques ont d'abord concerné le milieu marin, les milieux saumâtres (estuaires, lagunes, mangroves littorales) ou sursalés (fonds de lagune ou de ria) étant considérés comme franges des écosystèmes océaniques et non comme entités écologiques à part entière, ainsi qu'on le comprend aujourd'hui, avec des peuplements caractéristiques et un fonctionnement propre.

C'est pourquoi il convient d'abord de rechercher dans la littérature consacrée au benthos marin, notamment les ouvrages et articles de faunistique, les informations sur les espèces margino-littorales; parmi les principaux travaux à consulter, il faut citer, en se limitant aux groupes taxonomiques les plus importants :

Polychètes : AUGENER, 1918; TEBBLE, 1955; KIRKEGAARD, 1959, 1983; INTÈS et LE LÆUFF, 1975 et 1977.

Crustacés :

Cirripèdes : STUBBINGS, 1961.

Amphipodes : REID, 1951.

Mysidacés : TATTERSAL, 1961.

Caridés : HOLTHUIS, 1951; FOREST et CROSNIER, 1966; POWELL, 1979.

Thalassinides : LE LÆUFF et INTÈS, 1974; de SAINT-LAURENT et LE LÆUFF, 1979.

Pagurides : FOREST, 1956, 1958, 1966.

Brachyours : CAPART, 1951; MONOD, 1956; FOREST et GUINOT, 1966; MANNING et HOLTHUIS, 1981.

Mollusques : NICKLÈS, 1950; EDMUNDS, 1978.

Protochordés : WEBB, 1956.

De même, la crevette pénéide *Penaeus notialis*, crustacé de grand intérêt commercial, a d'abord été étudiée en mer où ne se déroule qu'une partie de son cycle biologique, les stades juvéniles vivant en estuaire et en lagune. Il ne sera pas fait mention ici des résultats obtenus qui dépassent largement le cadre de l'écologie. Les principales publications sont celles de GALOIS (1975), GARCIA (1976), LHOMME (1981), LE RESTE (1982, 1984, 1987), LE RESTE et COLLART-ODINETZ (1987).

Quatre groupes taxonomiques sont surtout concernés : les polychètes, les crustacés, les mollusques, les protochordés. Mention sera faite aussi des échinodermes.

## 1. LES POLYCHÈTES

SANDISON et HILL (1966), puis HILL (1967) ont étudié, en zone portuaire de la lagune de Lagos, la

biologie et la répartition, en fonction de la salinité et de ses variations (fig. 2), de deux Serpulidae (fig. 4 et 5) : *Ficopomatus uschakovi* et *Hydroides uncinata* (?) (4); il s'agit d'espèces tubicoles formant des colonies encroûtantes qui ont besoin de substrats durs pour s'installer (racines de palétuviers, roches, coquilles d'huîtres...). Ces serpules entrent ainsi en compétition avec les cirripèdes (*Balanus*, *Chthamalus*) et les huîtres (*Crassostrea gasar*); en saison sèche

(4) *Ficopomatus uschakovi* a été étudié par SANDISON et HILL sous le nom de *Merceriella enigmatica*, en référence au travail de RULLIER (1955). Le genre *Merceriella* est maintenant considéré comme synonyme de *Ficopomatus* et les récoltes de la lagune de Lagos se rapportent en fait à l'espèce *uschakovi* (voir HARTMANN-SCHRÖDER, 1971; ZIBROVIUS, 1973 et 1978; HOVE et WEERDENBURG, 1978). D'après ZIBROVIUS (1978), *Hydroides uncinata* devrait être réferable à l'une des espèces endémiques du golfe de Guinée, *Hydroides arnoldi*, *Hydroides augeneri* ou *Hydroides monroi*; mais on reste dans l'incertitude car le matériel de SANDISON et HILL n'a pas été réexaminé; d'où la formulation *Hydroides uncinata* (?).

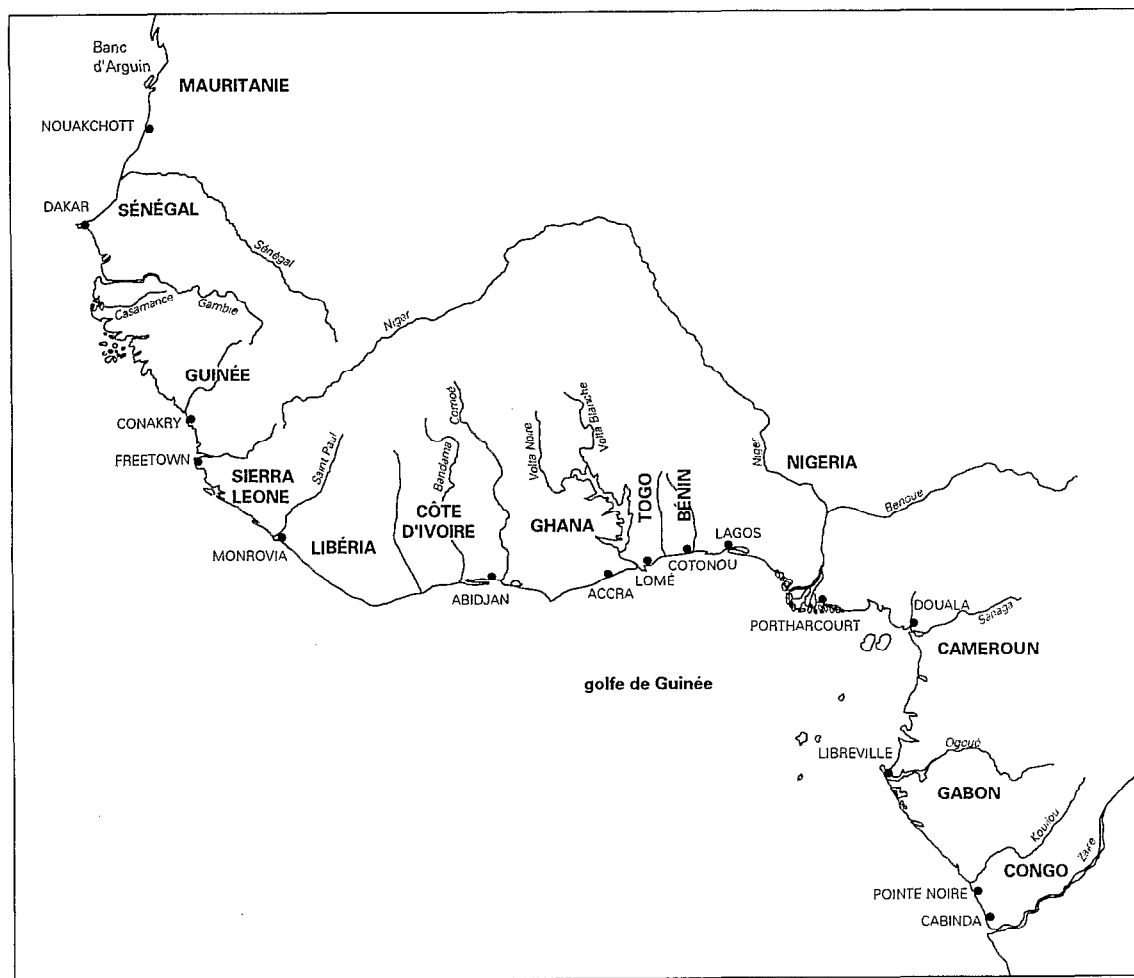


FIG. 1. — La zone côtière intertropicale d'Afrique de l'Ouest.  
The intertropical coastal zone of West Africa.

(notamment de décembre à mars), ils dominent au sud de la zone portuaire, près de l'ouverture vers la mer, et disparaissent avec l'arrivée des pluies. Dans les bras lagunaires où la salinité varie modérément au cours de l'année, ces espèces sont pérennes et occupent, par rapport aux cirripèdes et aux huîtres, les zones les plus calmes et les niveaux les plus bas de l'infralittoral supérieur (fig. 3).

En zone portuaire de Lagos, le recrutement de *Ficopomatus uschakovi* a lieu en saison sèche, surtout en décembre et février; de même chez *Hydroides*, avec un maximum en février.

La croissance de *Ficopomatus* est rapide en novembre et mars, faible en janvier, le taux de croissance étant plus élevé en zone portuaire centrale. Le

tube peut atteindre 20 mm en un mois, 30 mm en deux mois. *Hydroides* grandit plus vite avec un tube de 33 mm au bout de 3 semaines; la vitesse de croissance est plus forte dans les zones haute et moyenne du port.

Dans le cas de *Ficopomatus*, la maturation des gonades est accélérée quand la salinité varie, en période de transition. La taille à la maturité est variable mais le développement des gonades dépend d'une bonne croissance somatique. La fécondation a lieu en pleine eau et les œufs se déposent sur le fond, donnant naissance, en quelques heures, à des trochophores ciliées planctoniques qui vivent une semaine dans le plancton, mais en demeurant près des bords lagunaires.

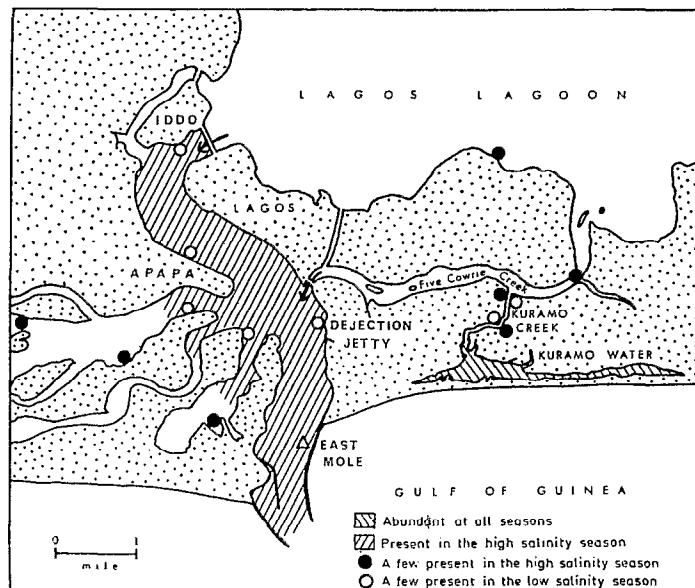
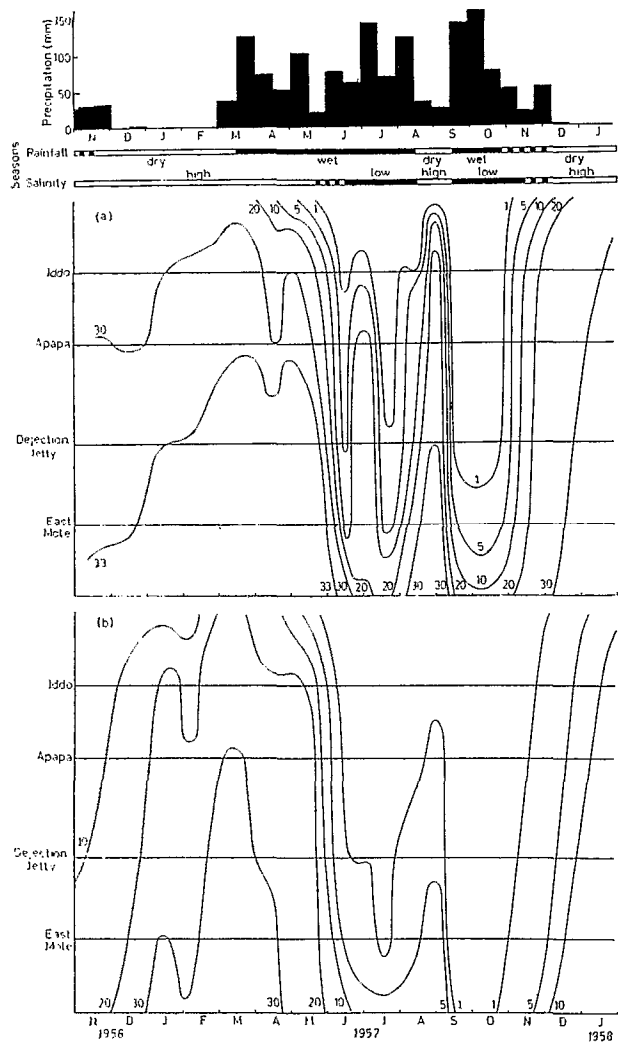


FIG. 4. — Répartition de *Ficopomatus uschakovi* dans le port de Lagos (tiré de HILL, 1967).  
The distribution of *Ficopomatus uschakovi* in Lagos Harbour.

FIG. 2. — Isohalines à marée haute (a) et marée basse (b) dans le port de Lagos de novembre 1956 à janvier 1958 et précipitations relevées à Ibadan pendant la même période (tiré de SANDISON et HILL, 1966).  
Isohalines at high tide (a) and at low tide (b) in Lagos Harbour between November 1956 and January 1958; the upper histogram shows the rainfall at Ibadan during the same period.

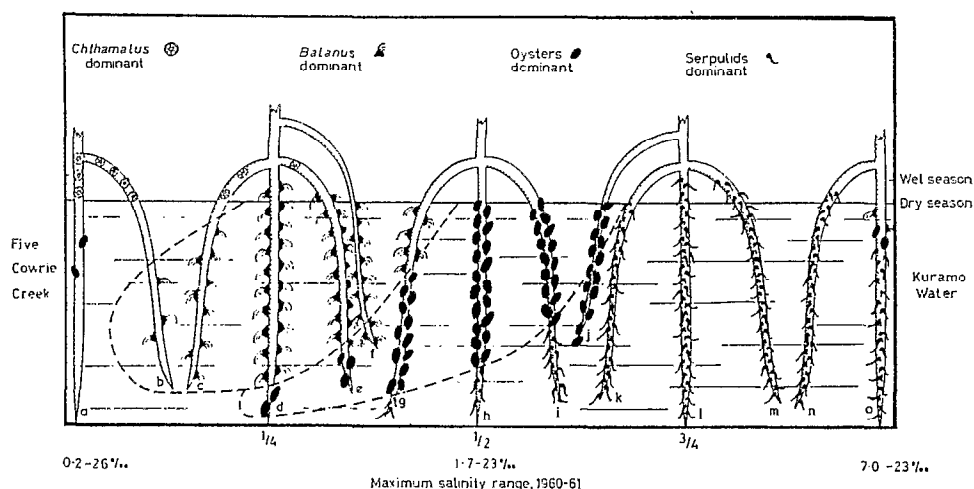


FIG. 3. — Répartition verticale de *Chthamalus aestuarii*, *Balanus pallidus stutsburi*, *Crassostrea gasar* et *Ficopomatus uschakovi* sur les rhizophores de la mangrove bordant Kuramo Creek; observations de 1960 et 1961 (tiré de SANDISON et HILL, 1966).  
Vertical distribution of *Chthamalus aestuarii*, *Balanus pallidus stutsburi*, *Crassostrea gasar* and *Ficopomatus uschakovi* on mangrove rhizophores bordering Kuramo Creek. Observations made during 1960 and 1961.

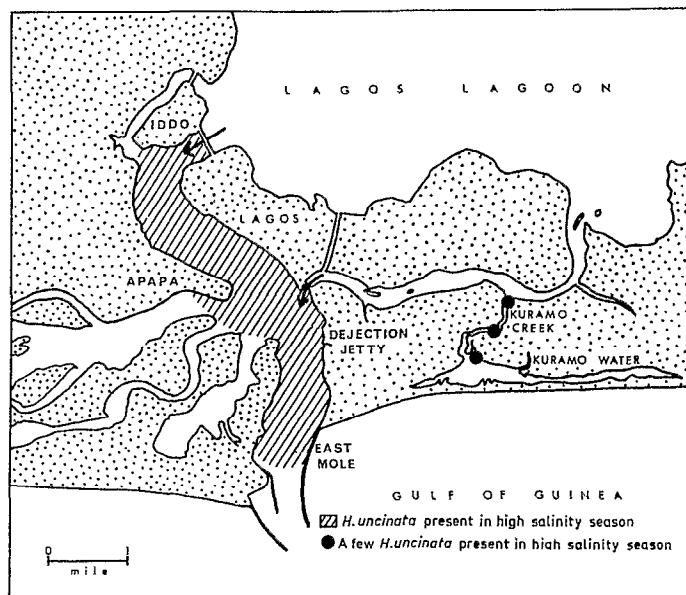


FIG. 5. — Répartition de *Hydroides uncinata* (?) dans le port de Lagos (tiré de HILL, 1967).  
The distribution of *Hydroides uncinata* (?) in Lagos Harbour.

Chez *Hydroides*, la maturité intervient au bout de six semaines avec des conditions de salinité de 20-30 ‰ qui paraissent optimales.

On vérifie au laboratoire que, dans le cas de *Ficopomatus*, les battements ciliaires qui règlent le mécanisme d'alimentation ne sont pas perturbés par les écarts de salinité les plus extrêmes subies dans le milieu (24 ‰ en 6 heures). On constate aussi que l'espèce vit et se développe bien de 0 à 18 ‰ de salinité, mais pas au-dessus de 21 ‰. Si l'on prend en compte séparément le comportement, la croissance et la survie, on n'obtient pas les mêmes optimums qui sont respectivement de 10, 6 et 3 ‰. Cela signifie que, quelles que soient les conditions, l'organisme doit s'en accommoder. Il existe non pas une salinité optimale, mais une gamme de valeurs optimales, variables selon la saison et le développement de l'organisme. Ces valeurs ne coïncident pas avec les conditions naturelles. *Ficopomatus*, en lagune, se développe et arrive à maturité avec 30-33 ‰ de salinité. En fait, il faut compter avec les variations diurnes, fortes en saison sèche, qui permettent aux serpules de retrouver, pendant quelques heures, à marée basse, de bonnes conditions de vie.

En fin de saison sèche-début de saison des pluies, la mortalité est quasi totale chez les populations de *Ficopomatus* et *Hydroides*, et d'autant plus rapide qu'elles sont proches de l'ouverture à la mer. La rai-

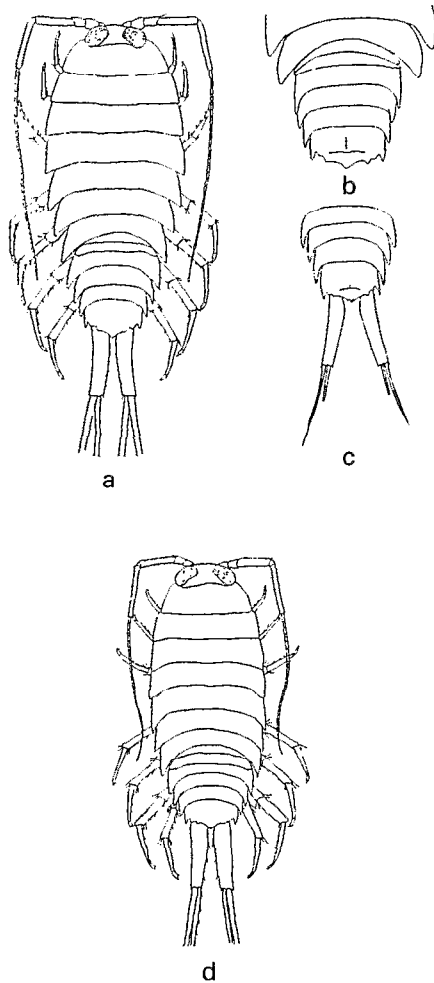
son de cette disparition doit être mise sur le compte de la compétition interspécifique, des fortes salinités de fin de saison sèche, des turbulences du début de saison des pluies. Les larves qui viennent recoloniser le port proviennent, pour la première espèce, de populations permanentes lagunaires (Kuramo Creek), et, pour la seconde, de populations marines.

## 2. LES CRUSTACÉS

### 2.1. Les isopodes

BRIAN et DARTEVELLE (1949), dans leur travail sur les isopodes du Congo, qui porte essentiellement sur la faunistique, donnent, cependant, des indications sur la biologie et l'écologie de quelques espèces dont certaines fréquentent, en permanence ou à l'occasion, les milieux saumâtres. Il s'agit de *Ligia exotica* (fig. 6 a, b, c), *Ligia olfersi* (fig. 6 d), *Ecciolana latipes* (fig. 7 a) et *Sphaeroma terebrans* (fig. 8 a).

Les deux *Ligia* sont très communes, notamment *Ligia exotica*, sur l'estran, côté mer comme côté fleuve, là où les eaux se mêlent; elles vivent sous les pierres, sur les pilotis, dans les branchages, les paquets d'herbes et les débris ligneux entraînés par le fleuve et qui viennent s'échouer sur le rivage. Tous

FIG. 6. — *Ligia exotica*

a. vue dorsale, femelle; b. abdomen et telson; c. telson et uropodes;

d. *Ligia olfersi*, vue dorsale, femelle (tiré de BRIAN et DARTEVELLE, 1949).

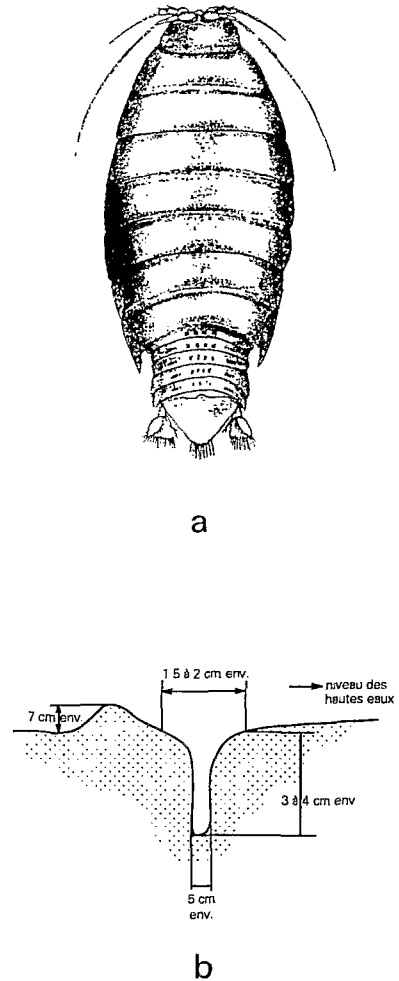
a. dorsal view, female; b. abdomen and telson; c. telson and uropods;

d. *Ligia olfersi*, dorsal view, female.

les abris conviennent, dès lors qu'ils retiennent une certaine humidité.

*Excirolana latipes* est surtout rencontré au Congo dans l'intertidal, sur les plages sableuses en bord de mer où il creuse, à marée descendante, de petits terriers (fig. 7 b) de façon à éviter la dessiccation. C'est un nécrophage. *Excirolana* peut aussi fréquenter des milieux saumâtres; il a été récolté en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) sur les rives sableuses de la zone estuarienne par GOMEZ (1975) et ZABI (1982).

Enfin, *Sphaeroma terebrans* peut être considéré comme un animal typique de la mangrove. Il creuse

FIG. 7. — *Excirolana latipes*

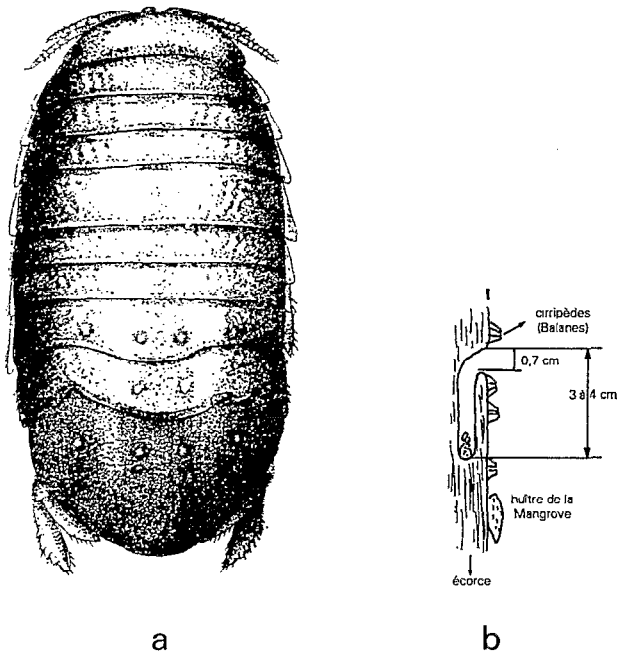
a. vue dorsale, femelle; b. schéma du «terrier» de l'espèce (tiré de BRIAN et DARTEVELLE, 1949). a. dorsal view, female; b. burrow of the species.

des galeries (fig. 8 b) dans l'écorce des racines aériennes des *Rhizophora*. Une galerie peut contenir de un à deux adultes, parfois un adulte et plusieurs juvéniles.

## 2.2. Les cirripèdes

On trouve des informations sur les cirripèdes d'eaux saumâtres dans SANDISON (1962), SANDISON et HILL (1966) et SANDISON (1966a). Il s'agit de *Chthamalus aestuarii* et surtout *Balanus pallidus*





a

b

FIG. 8. — *Sphaeroma terebrans*

a. vue dorsale; b. schéma d'une galerie creusée par l'isopode dans l'écorce d'une racine aérienne de palétuvier (tiré de BRIAN et DARTEVELLE, 1949). a. dorsal view; b. the isopod hole bored in the bark of a mangrove rhizophore.

*stutsburi* signalé en Afrique de l'Ouest dans les lagunes du Nigeria, le delta du Niger (Port Harcourt), le Cameroun, le Congo. En lagune de Lagos, ces espèces entrent en compétition avec les serpules et les huîtres pour la place disponible. En saison sèche, *Balanus* est installé surtout au nord de la zone portuaire, tandis qu'au moment des pluies la population ne subsiste que dans la partie sud (fig. 9). Il y a pérennité du stock dans les bras lagunaires à variabilité plus faible, où les cirripèdes occupent les hauts niveaux de l'infralittoral (en particulier sur les racines de palétuviers), toujours au-dessus des huîtres et des serpules.

Chez *Balanus*, dans la partie haute du port de Lagos, l'abondance des larves nauplii et le recrutement sont importants respectivement de novembre à juin et de janvier à juin avec un pic en février (saison sèche). Vers le sud, la densité larvaire décroît ainsi que le recrutement qui a lieu plus tard, de mai à juillet (saison des pluies). Un petit recrutement peut avoir lieu en saison des crues (novembre-décembre) dans tout le port.

Le taux de croissance en saison sèche (janvier à mai) est élevé dans le secteur portuaire nord, faible au sud. C'est l'inverse en saison humide (juin à octobre). En saison des crues (novembre-décembre), il est élevé dans toute la zone. Quand la longueur basale de la muraille atteint 12-14 mm, au bout d'un

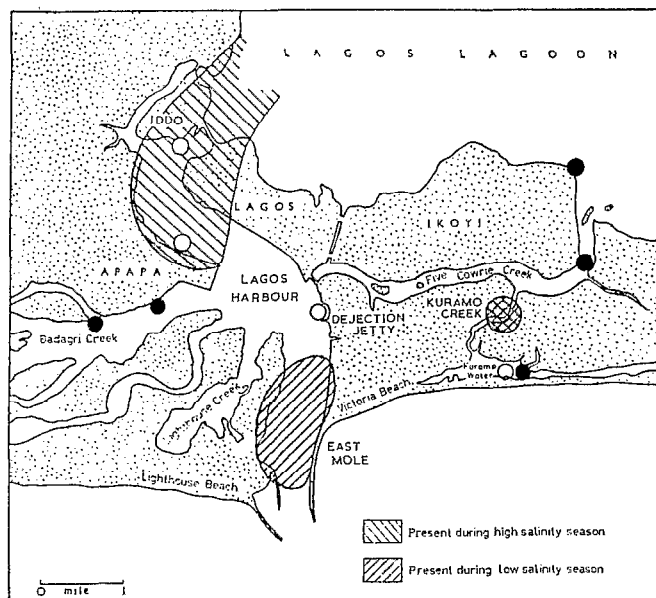


FIG. 9. — Répartition de *Balanus pallidus stutsburi* dans le port de Lagos en 1957; les lieux où seulement quelques cirripèdes sont présents en saison sèche (•) et en saison des pluies (◐) sont indiqués (tiré de SANDISON et HILL, 1966).

The distribution of *Balanus pallidus stutsburi* in Lagos Harbour during 1957, with also the places where only a few barnacles were present during the high (•) and low salinity (◐) seasons.

an, la croissance se ralentit, la taille maximale relevée étant de 16-17 mm.

Au nord, la génération de saison sèche atteint la maturité sexuelle en 3 mois pour une taille de 6 à 15 mm, la durée de maturation étant cependant plus longue chez les cirripèdes recrutés en fin de saison. La génération de saison des pluies installée au sud devient rapidement mature et peut avoir une production larvaire en octobre. Toutefois, la maturation la plus rapide (8 semaines) concerne les individus du petit recrutement de saison des crues. Seulement 25 % de la population issue du principal recrutement de saison sèche au nord survivent au bout d'un mois. Ensuite, le taux de mortalité diminue. En octobre il ne reste que 15 % des recrues. En zone centrale, il n'en demeure que 10 % au bout d'un mois mais ils survivent quasiment tous jusqu'en octobre pour disparaître ensuite en totalité ou presque. Au sud, les recrues de mai-juin ont une mortalité moins élevée tant que la salinité reste faible mais la population s'éteint aussi en entier dès le retour des fortes salinités. Au total, on a des mortalités variant de 85-90 % à 100 % du nord au sud du port.

À partir de ces données de terrain il ressort que larves et juvéniles supportent une large gamme de salinités (1-33 ‰) mais que les plus élevées sont défavorables à la croissance et à la survie. Au laboratoire, on constate que l'optimum de salinité varie avec la saison (4 ‰ en novembre, 9 à 10 ‰ de février à avril, 6 ‰ en juin), de même que les limites (1,5 et 10-12 ‰ en novembre, 6 et 20 ‰ en février, 3 et 8 ‰ en juin). Il y a donc chez cette espèce acclimatation à la saison.

Compte tenu de la très forte mortalité observée en début de saison sèche, les larves responsables du fort recrutement en cette saison viennent de Kuramo Creek, où les populations sont pérennes. La vie larvaire serait environ de 8 jours.

Il n'est pas étonnant qu'un mois après leur installation la mortalité soit de 75 %, les cirripèdes étant à leur seuil de tolérance (20 ‰) et soumis à la compétition interspécifique avec les huîtres, les serpules, les hydriaires et les bryozoaires. Les survivants de cette *première génération* peuvent se reproduire en mai. Les nauplii libérés en ce début de saison des pluies partent vers l'ouverture avec le transport d'eau, d'où le second recrutement au sud où la salinité est alors optimale. La plupart des *Balanus* de cette *seconde génération* mûrissent de juillet à octobre et les nauplii sont présents dans le plancton en novembre, début de saison sèche, où l'eau de mer pénètre de nouveau, si bien que les larves se reproduisent dans tout le port juste avant la saison de chasse pour constituer une *troisième génération* qui trouve, en novembre-décembre, de bonnes conditions de salinité. Croissance et maturation sont rapides et au bout de

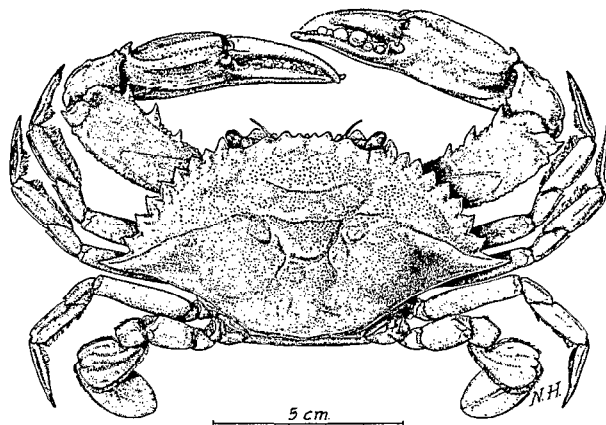


FIG. 10. — *Callinectes amnicola*  
Mâle (tiré de MONOD, 1956).  
Male.

8 semaines, les nauplii peuvent être lâchés. La salinité est trop forte dans le sud pour qu'il y ait recrutement mais il est possible que, dans le nord, cette génération puisse contribuer, dans une modeste mesure, au début du cycle déjà décrit.

Au total, comme ce cirripède ne trouve pas toute l'année des conditions de salinité qui lui conviennent quel que soit l'endroit de la zone portuaire, un cycle vital complexe s'est développé. Il y a alternance de populations en mesure de se reproduire entre les hautes et les basses régions du port, et succession de trois, voire quatre générations annuelles.

### 2.3. Les brachyours

#### 2.3.1. *Callinectes amnicola*

Deux espèces appartenant au genre *Callinectes* fréquentent les eaux saumâtres du golfe de Guinée, *Callinectes pallidus*, espèce en fait marine qui remonte les estuaires et pénètre dans les lagunes à condition que la salinité reste supérieure à 10 ‰, et *Callinectes amnicola* (fig. 10), typique de ces milieux, qui se rencontre dans une gamme de salinités inférieures à 20 ‰. Cette dernière espèce, importante au plan économique car elle fait l'objet d'une pêche active, a été étudiée en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) par CHARLES-DOMINIQUE et HEM (1981), ainsi que par PANTOUSTIER (1982). Le cycle biologique de *Callinectes amnicola* dans cette lagune est maintenant connu. Les femelles se déplacent du secteur oligohalin (0-5 ‰) vers les secteurs méso- (5-20 ‰) puis euhalins (20-30 ‰) où la ponte a lieu en saison sèche (décembre à avril). La fécondité est élevée, une

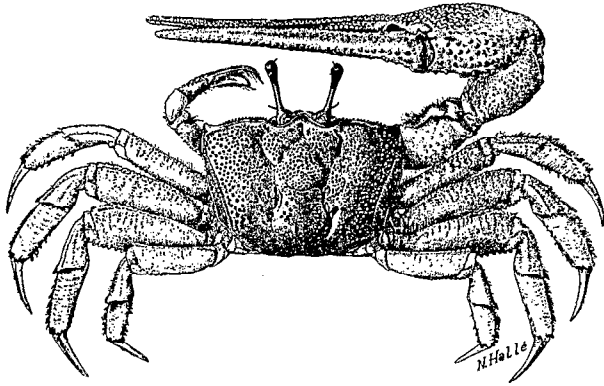


FIG. 11. — *Uca tangeri*  
Mâle (tiré de MONOD, 1956).  
Male.

femelle de 12 mm de longueur de carapace portant  $2 \times 10^6$  œufs. Les larves sont observées dans le plancton de mars à mai et migrent vers les zones dessalées où l'on retrouve les juvéniles. Les mâles ne migrent pas et demeurent en secteurs oligo- et mésosalin.

### 2.3.2. *Uca tangeri*

NICOU (1960) s'est intéressé à l'osmorégulation chez le crabe de mangrove *Uca tangeri* (fig. 11). Ce brachyoure vit en effet dans des milieux de salinité très variable, 5 à 29 g Cl/l (mesure en chlorinité, soit une salinité d'environ 9 à 50 ‰), et possède la propriété de réguler la teneur en chlorures de son milieu intérieur en le maintenant pratiquement constant. Les valeurs mesurées traduisent une certaine variabilité individuelle : de 14,5 à 17, avec une moyenne de 15,8 g Cl/l de chlorinité (valeurs correspondant respectivement à 26, 30 et 28 ‰ de salinité). Les observations sont confirmées par les expérimentations en laboratoire. *Uca tangeri* apparaît ainsi comme une espèce quasi homéostatique, dans les limites de variations de salinité de son biotope. Lorsque ces limites sont dépassées, le milieu intérieur perd sa stabilité et le crabe meurt. Enfin, *Uca tangeri* ne résiste pas plus de quelques heures à l'émersion et n'est donc pas adapté à la vie terrestre.

### 2.3.3. *Cardisoma armatum*

Dans le même domaine, DE LEERSNYDER et HOESLAND (1963 et 1966), montrent la bonne adaptation du crabe « terrestre » *Cardisoma armatum* (fig. 12) à des milieux de salinité variable ; les fluctuations de température, telles que l'espèce peut en subir dans son aire de répartition, n'influencent pas la capacité osmorégulatrice qui se manifeste par une hypotoni-

cité en eau de mer et une hypertonicité en eau douce. L'adaptation à l'exondation est certaine, mais cependant moins marquée que chez des espèces appartenant aux genres *Ocypode* et *Goniopsis*. On constate en effet que sérum et urine sont, en toute circonstance, isotoniques chez *Cardisoma*. Il y a en particulier incapacité du système urinaire de réabsorber l'eau quand le crabe est à l'air ; au contraire, chez *Ocypode* et *Goniopsis*, il y a réabsorption de l'eau à ce niveau.

Selon AMEYAW-AKUMFI (1989), les *Cardisoma* qui peuplent les mangroves côtières à l'ouest de la Volta, font mouvement vers la mer et viennent s'y baigner quand surviennent en mai les premières averses de la saison des pluies. Ce comportement n'est pas en rapport avec la reproduction (libération de larves en mer) car aucune femelle ovigère n'est observée parmi les crabes en déplacement. Il s'agit plutôt d'une fonction osmorégulatrice ; en fin de saison sèche, l'eau qui occupe le fond des terriers voit sa salinité augmenter. L'entrée des *Cardisoma* dans une mer momentanément dessalée au moment des averses serait le moyen de réguler la pression osmotique interne et de lutter contre la dessiccation.

Le comportement de ce même crabe *Cardisoma armatum*, au moment de l'accouplement, a été observé au laboratoire par AMEYAW-AKUMFI (1987) sur des spécimens récoltés au Ghana. Une prise de contact d'une durée de 60 à 90 min. a lieu entre mâle et femelle ; la femelle demeure alors tout à fait passive ; le mâle effectue des palpations à l'aide de ses pattes ambulateires, s'approche par l'arrière de sa

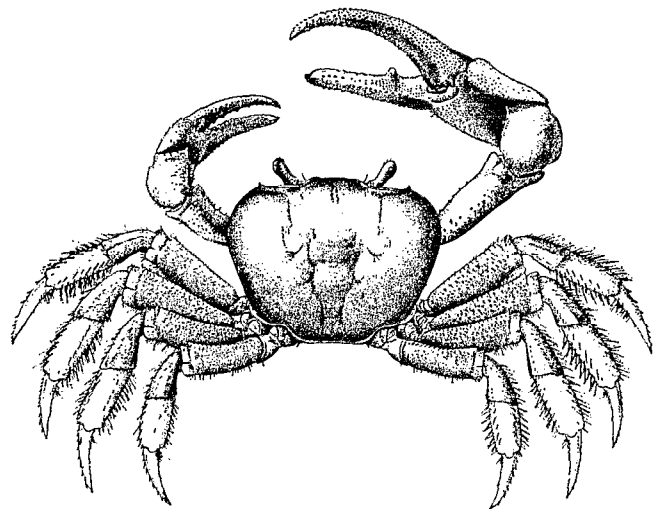


FIG. 12. — *Cardisoma armatum*  
Mâle (tiré de CAPART, 1951).  
Male.

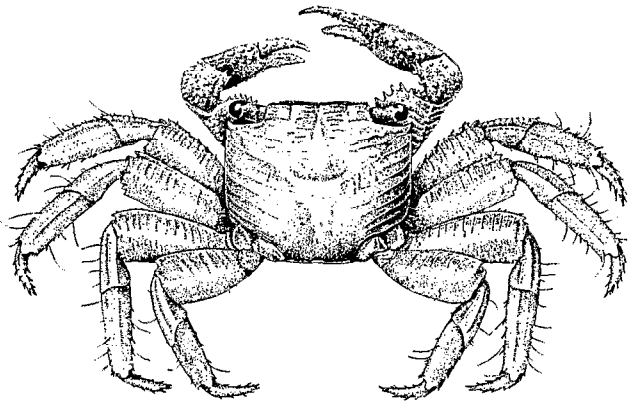


FIG. 13. — *Goniopsis pelii*  
Mâle (tiré de CAPART, 1951).  
Male.

partenaire, dont il vient frapper la carapace au moyen de ses chélicèdes, et il fait bouger constamment ses maxillipèdes. Après cette phase précopulatoire, le mâle saisit par derrière l'ischion de la quatrième patte ambulatoire de la femelle à l'aide de son grand chélicèpe et la retourne lentement, sa seconde pince servant à écarter les autres pattes. L'opération dure 15-20 min. La femelle étend ensuite son abdomen pour envelopper celui du mâle qui insère la partie apicale de ses premiers pléopodes dans les orifices génitaux femelles; cette position est maintenue une dizaine de minutes, puis l'on observe un bref frémissement du mâle, suivi d'envoi de jets d'eau à la face de la femelle, par les ouvertures situées à la base des antennes. Il y a ensuite, avant séparation, maintien de la copulation pendant 30 à 45 min. Dans le cas de *Cardisoma armatum*, l'accouplement, toujours observé de jour, intervient au cours de l'intermue de la femelle et peut se produire à l'extérieur des terriers. Il y a absence de postures agressives dans la courte phase précopulatoire.

#### 2.3.4. *Goniopsis pelii* et *Sesarma elegans*

ODDO (1986) étudie la distribution et le comportement alimentaire de ces deux crabes arboricoles d'une mangrove de la Bonny River (delta du Niger). *Goniopsis pelii* (fig. 13) est, le plus souvent, situé plus bas sur les palétuviers, et près de deux fois plus abondant que *Sesarma elegans* (fig. 14), notamment dans les *Avicennia*. Cependant, dans l'absolu, le plus grand nombre de ces brachyours est rencontré dans la mangrove à *Rhizophora racemosa*. Les deux crabes s'alimentent aux dépens du système foliaire des arbres et une corrélation est établie entre leur densité et les dommages foliaires estimés, pour chaque espèce de palétuvier.

### 2.4. Les crevettes carides

#### 2.4.1. *Nematopalaemon hastatus*

*Nematopalaemon hastatus* (fig. 15), est bien connu des eaux côtières, des lagunes et des estuaires du golfe de Guinée et en particulier du Nigeria où il a fait l'objet de quelques recherches (SAGUA, 1980; MARIOGHAE, 1980, 1989).

De juin à octobre, cette petite crevette est, d'après SAGUA, activement pêchée à la senne (jusqu'à 500 kg par trait) dans la zone du delta du Niger. Séchée ou fumée, elle est localement appréciée comme condiment de plats cuisinés. C'est aussi une composante importante de l'alimentation de nombreux poissons démersaux.

L'étude de SAGUA porte sur la période de juin à septembre 1969 (donc en saison des pluies) dans la région de Lagos. Les pêches expérimentales montrent une présence de *Nematopalaemon* en lagune (jusqu'à une salinité de 1 ‰) comme en mer (jusqu'aux fonds de 25 m correspondant à une eau de salinité 25 ‰). C'est typiquement une espèce d'eaux chaudes (25 à 30 °C). Ce caridé est un nageur actif et ne s'enfouit pas dans le sédiment. Les femelles atteignent une taille supérieure à celle des mâles et dominent largement dans les captures (sex ratio de 5/1). La taille de la plus petite femelle observée portant des œufs est de 44 mm (longueur totale). La relation entre le nombre d'œufs et la taille est linéaire. La ponte semble continue pendant la saison des pluies et une femelle peut vraisemblablement pondre deux fois dans ce laps de temps. La période d'incubation des œufs est évaluée à 12 jours.

L'examen des contenus stomacaux des *Nematopalaemon* capturés dans l'estuaire de la New Calabar river (MARIOGHAE, 1989) montre que l'espèce est carnivore. Les grands individus (longueur totale > 25 mm) consomment plutôt des Mysidacés,

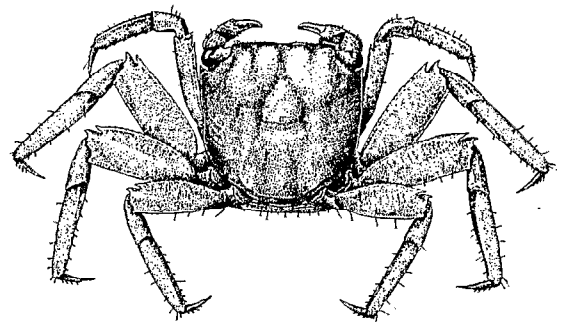


FIG. 14. — *Sesarma elegans*  
Femelle (tiré de CAPART, 1951).  
Female.

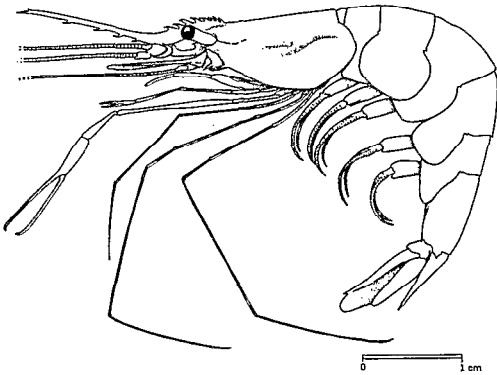


FIG. 15. — *Nematopalaemon hastatus* (tiré de Fao species identification sheet, Central East Atlantic, 1981).

notamment *Rhopalophthalmus africanus*, les petits se nourrissant de copépodes. La part des détritus d'origine végétale est toujours notable. Des larves de poisson peuvent aussi être ingérées. Il n'y a pas de différence significative dans l'alimentation entre le jour et la nuit. *Nematopalaemon* sert lui-même de proie à des crustacés de grande taille (*Parapenaeopsis atlantica* et *Callinectes amnicola*) et surtout à des poissons (Sciaenidae, Pomadasysidae, Lutjanidae).

#### 2.4.2. Les Macrobrachium

Chez les carides, ce sont surtout les *Macrobrachium* qui ont fait l'objet de recherches du fait de leur importance dans certaines économies locales (MILLER, 1971 ; VILLE, 1970a, 1970b, 1971a, 1971b, 1972 ; MARIOGHAE, 1982 ; POWELL, 1986 ; UDO et TAEGE, 1991).

MILLER a ainsi suivi une pêcherie commerciale saisonnière de *Macrobrachium* en basse rivière Saint-Paul, au Liberia. Deux espèces sont capturées : *Macrobrachium vollenhovenii* (fig. 16), la plus grande, qui est commercialisée, et *Macrobrachium macrobrachion*, de plus petite taille, consommée surtout par les pêcheurs eux-mêmes. L'engin de pêche est une nasse en forme de cône allongé confectionné par tressage de nervures de palmes. L'appât est le « white core » (cœur de manioc). Les nasses sont placées sur les roches à marée basse dans l'intertidal, le long du fleuve, jusqu'à 3,2 km en amont. Elles sont relevées à la marée basse suivante. La saison de pêche va de mai à novembre et coïncide avec la saison des pluies où les eaux sont turbides et pratiquement douces (0 à 1,8 ‰ en novembre-décembre 1953).

*Macrobrachium vollenhovenii* pond dans l'estuaire de mai à janvier. La fécondité varie selon la taille (12 000 à 45 000 œufs par femelle). Le développement

embryonnaire et larvaire est estimé durer 50 à 65 jours. Les juvéniles sont pêchés à l'aveneau (*push-net*) par les femmes. Ce n'est que la classe d'âge d'un an qui fait l'objet de capture à la nasse, remplacée en fin de saison par la jeune classe. La taille modale atteinte en 9 mois (janvier) est de 75-80 mm. Les adultes grandissent plus lentement, atteignant 85-90 mm en mai, 100-105 mm en novembre, certains individus pouvant mesurer 150 mm.

La seconde espèce, *Macrobrachium macrobrachion*, fait d'ordinaire moins de 75 mm de long et 88 % des captures sont écartées des lots destinés à la vente.

Ces deux Palaemonidae vivent aussi en Côte-d'Ivoire, dans les fleuves, rivières et lagunes, notamment la lagune Ébrié. Les mâles adultes atteignent de bonnes tailles, 13 cm chez *Macrobrachium macrobrachion*, 18 cm chez *Macrobrachium vollenhovenii*. Les recherches de VILLE portent sur cette dernière espèce, son cycle de reproduction et sur l'adaptation des larves et des adultes aux facteurs température et salinité.

On pêche toute l'année dans les rivières des crevettes qui mesurent plus de 5-6 cm, et le maximum des prises a lieu en septembre-octobre avec des exemplaires de plus grande taille et un fort pourcentage de femelles ovigères.

En lagune, où la salinité varie de 0 à 15 ‰ selon la saison, il faut considérer plusieurs périodes : de septembre à décembre (faibles salinités, crues des fleuves), les prises comprennent des adultes, avec, en septembre, de nombreuses femelles ovigères ; puis le nombre des adultes diminue et on voit apparaître de plus en plus de larves très jeunes et de postlarves ; de décembre à janvier (début de saison sèche, la salinité augmente), il n'y a plus d'adultes alors que la population larvaire et postlarvaire est importante ; enfin, de février à septembre (salinité élevée), on ne trouve plus de postlarves âgées, mais, en revanche, une

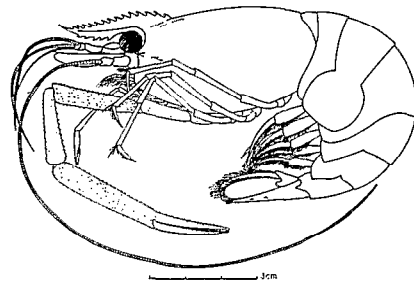


FIG. 16. — *Macrobrachium vollenhovenii* (tiré de MONOD, 1980).

population de formes larvaires et de jeunes post-larves paraît se stabiliser avec, parmi ces dernières, un nombre important de femelles ovigères.

En effet, un phénomène original, rarement décrit chez les décapodes, a pu être mis en évidence en lagune Ébrié, du fait du mode de pêche pratiqué. Il s'agit de la fécondité précoce. La pêche au fagot de feuillages de palme, non sélective, permet en effet d'obtenir un échantillon représentatif de la population, des larves aux adultes. Dans les captures (février-septembre) on remarque la présence de très jeunes femelles ovigères (la plus petite taille relevée est 12 mm en longueur totale). Au laboratoire, on peut aussi observer la fécondation chez ces post-larves, qui se révèle en tout point semblable à celle des adultes : elle a lieu après la mue et la femelle sexuellement mûre est fécondable immédiatement après ; les mâles s'en approchent, un couple se forme et la femelle, nageant sur le dos, est fécondée. Les œufs sont ensuite émis très rapidement dans le réceptacle formé par l'abdomen recourbé et les pléopodes ; chez ces postlarves, ils sont peu nombreux, 300 à 1 000, alors qu'ils peuvent atteindre 100 000 chez une femelle adulte, et pauvres en vitellus. Ces œufs, par ailleurs, ont les mêmes caractères que ceux des adultes et leur développement est comparable. Cette particularité constitue sans nul doute une adaptation au milieu de salinité variable, bien supporté par les larves et les postlarves, et non par les adultes. L'espèce peut ainsi avoir plusieurs générations larvaires et attendre la salinité convenable à la poursuite de son développement normal. Le nombre médiocre d'œufs est compensé par une grande fréquence de fécondation. C'est le moyen développé par cette espèce pour étendre sa niche écologique.

Chez les adultes de *Macrobrachium vollenhovenii*, les conditions de température optimales se situent entre 25 et 33 °C, c'est-à-dire que les conditions naturelles des lagunes et fleuves de Côte-d'Ivoire, où la température des eaux évolue de 23 à 31 °C, leur conviennent parfaitement. Aux basses températures (< 25 °C), la maturation sexuelle est lente, de même que la durée de l'incubation s'allonge alors qu'elle est particulièrement courte entre 27 et 29 °C. Les températures élevées (> 29 °C) inhibent le développement larvaire.

Si les adultes supportent bien les variations de salinité tant qu'on reste au-dessous de 15 ‰, leur comportement n'étant pas modifié (au-delà il faut plutôt parler de survie même si un exemplaire a été récolté en lagune Ouladine dans une eau à 27 ‰), leur développement ne peut être poursuivi qu'en eau douce ou en eau de lagune à 2 ‰. Au laboratoire, les femelles peuvent être fécondées plusieurs fois par an alors que, dans la nature, le pourcentage de femelles ovigères est nettement plus important en septembre.

La fécondation ne peut avoir lieu qu'en eau douce ou légèrement saumâtre. En revanche, incubation et éclosion des larves peuvent s'effectuer dans tous les milieux. Les jeunes larves elles-mêmes supportent des variations de salinité importantes alors que, quelques jours plus tard, le développement ne peut se poursuivre qu'au-dessus de 5 ‰ avec un optimum à 15 ‰ (valeur de saison sèche en lagune). Après la dernière mue larvaire, la salinité ne joue plus un rôle important, à condition que les variations ne soient pas brutales ; le développement est cependant plus rapide en eau douce.

À partir de toutes ces observations, on peut décrire ainsi le cycle de développement : les adultes vivent en eau douce ; la fécondation a lieu essentiellement en saison des pluies en même temps qu'il y a migration vers les lagunes, parfois sur de grandes distances (plus de 400 km). La ponte se déroule surtout en fin de saison des pluies en bordure des eaux saumâtres que les larves vont pouvoir gagner pour trouver une salinité favorable à leur développement. Les postlarves, formées trois mois après la ponte, vont se déplacer vers les zones lagunaires dessalées, puis les rivières. En six mois, elles deviennent des adultes aptes à participer au cycle de reproduction de l'année suivante.

En lagune de Lagos, *Macrobrachium vollenhovenii* occupe, selon MARIOGHAE, les zones où les eaux douces sont permanentes mais aussi celles qui sont périodiquement salées en saison sèche, contrairement à *Macrobrachium macrobrachion*. Des mesures de salinité au moment des captures confirment ces observations puisque *Macrobrachium macrobrachion* n'a jamais été récolté dans des eaux de salinité supérieure à 12 ‰ contre 19 ‰ pour *Macrobrachium vollenhovenii*. De quelques expériences de laboratoire, on peut conclure que ces espèces sont bien adaptées à des variations de ce facteur à condition qu'elles se situent à de bas niveaux. Cependant, *Macrobrachium vollenhovenii* peut survivre quelques jours à des salinités élevées.

Les deux espèces semblent fréquenter des substrats sableux à faible profondeur et éviter les fonds les plus envasés. Leur régime alimentaire est celui d'omnivores, capables d'ingérer des détritiques organiques, des micro-organismes, de tirer parti de cadavres de poissons ou d'invertébrés. Les femelles ovigères ont un important besoin d'oxygène, nécessaire au bon développement des œufs portés par leurs pléopodes.

Le métabolisme respiratoire de *Macrobrachium vollenhovenii* a fait l'objet d'une étude de UDO et TAEGER. La consommation d'oxygène a ainsi été mesurée, chez cette espèce, en fonction de la salinité ; on constate que, dans les conditions de salinité dans lesquelles les expérimentations se sont déroulées

(0, 7, 15 et 20 ‰), cette consommation ne varie pas de façon significative. Le facteur salinité n'a donc pas d'action sensible sur la physiologie de la respiration chez ce crustacé, dans les limites de l'étude, qui correspondent sensiblement à celles dans lesquelles il se rencontre en milieu naturel à l'état adulte.

POWELL signale la présence de *Macrobrachium equidens* dans le delta du Niger où il fait sa première apparition en 1981 et où il est devenu assez abondant. Espèce indopacifique, *Macrobrachium equidens* a sans doute été introduit dans l'eau de ballast de pétroliers venant charger du pétrole à Port Harcourt et s'est installé dans le bas delta (rivière Bonny), région d'eaux saumâtres (15-30 ‰ de salinité) que les espèces locales *Macrobrachium vollenhovenii* et *Macrobrachium macrobrachion* ne peuvent occuper du fait de leur inadaptation à des salinités élevées. *Macrobrachium equidens*, rencontré dans sa région d'origine aussi bien dans des eaux oligohalines et même douces que salées, serait potentiellement en

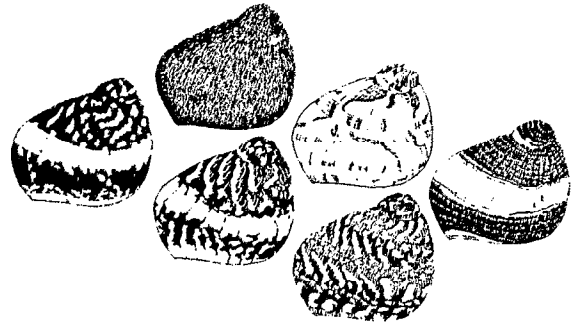


FIG. 18. — *Neritina kuramoensis*  
Aspect de différents motifs colorés décorant la coquille (tiré de ADEGOKE *et al.*, 1969a). Some colour variations of the shell.

mesure de coloniser une aire plus étendue du delta du Niger. Mais il semble que les espèces locales limitent son extension en amont.

### 3. LES MOLLUSQUES

#### 3.1. Les gastropodes

Trois familles, qui regroupent les espèces les plus communes et les plus abondantes, ont particulièrement retenu l'attention : les Neritidae, avec le genre *Neritina*; les Melaniidae, représentés par le genre *Pachymelania*, endémique d'Afrique de l'Ouest; enfin les Potamididae, qui comptent une seule espèce dans la région, mais fort importante du fait de sa distribution étendue et de son abondance, *Tympanotonus fuscatus*.

##### 3.1.1. Le genre *Neritina*

Les populations de *Neritina glabrata* ont été étudiées en lagune de Lagos par ADEGOKE *et al.* (1969 a et 1969 b), puis par AJAO et FAGADE (1990 a). Quelques informations sont également disponibles sur une autre espèce de la même lagune, *Neritina kuramoensis* (ADEGOKE *et al.*, 1969 a et 1969 b; YOLOYE et ADEGOKE, 1977). Ces gastropodes sont caractérisés par une remarquable diversité de la coloration de leur coquille (fig. 17 et 18).

*Neritina glabrata* est l'un des mollusques les plus abondants en lagune de Lagos (jusqu'à 490 spécimens/m<sup>2</sup>), notamment sur les fonds sableux à faible teneur en fraction fine (de 1,5 à 5,1 ‰) et en matière organique, selon AJAO et FAGADE, ADEGOKE *et al.*, indiquant les sables grossiers et propres comme son biotope d'élection. Les densités de *Neritina* deviennent très faibles sur les sédiments de fraction

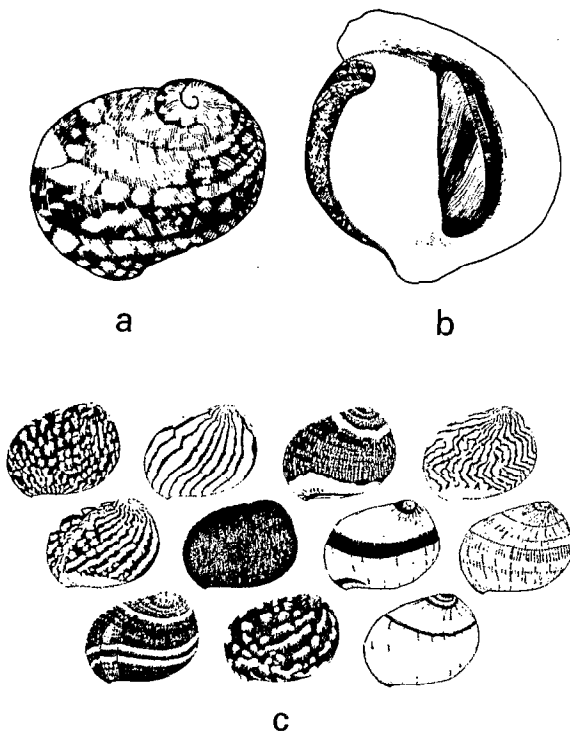


FIG. 17. — *Neritina glabrata*  
a. vue dorsale; b. vue ventrale (tiré de EDMUNDS, 1978);  
c. aspect de différents motifs colorés décorant la coquille (tiré de ADEGOKE *et al.*, 1969a). a. dorsal view; b. ventral view;  
c. some colour variations of the shell.

fine supérieure à 10 % et l'espèce est rare ou absente des secteurs lagunaires touchés par la pollution industrielle et urbaine. C'est en saison des pluies (juin) que les effectifs des populations sont les plus élevés.

On observe la présence d'œufs encapsulés chez *Neritina glabrata* à partir d'une taille de 3 mm (longueur de la coquille), ce qui donne à penser que la population atteint la maturité sexuelle en moins d'un an. Le cycle de reproduction est sous la dépendance des variations saisonnières du milieu. Les œufs sont déposés sur le fond, agglutinés en une capsule hémisphérique, entre février et mars, en pleine saison sèche (pic de salinité vers 20 ‰). Le développement intra-capsulaire a lieu d'avril à décembre et les larves (pédivélégères) sont libérées en janvier, l'éclosion étant stimulée par l'élévation de la température (2-4 °C en début de saison sèche) et de la salinité. Une salinité élevée est en effet nécessaire à l'activité des pédivélégères qui peuvent nager 2-3 jours en pleine eau (ADEGOKE *et al.*, 1969a) avant de rencontrer un substrat favorable à la poursuite de leur développement.

La production de *Neritina glabrata* a été évaluée par AJAO et FAGADE en deux points de la lagune où ce petit gastropode est abondant ; elle serait respectivement de 0,09 et 0,26 g/m<sup>2</sup>/an en poids sec sans cendre après fixation au formol, ce qui représenterait 6,8 et 3,6 % de la production totale des mollusques à ces stations ; les P/B correspondants sont 1,3 et 2,1.

La seconde espèce, *Neritina kuramoensis*, est plus euryhaline (*Neritina glabrata* évite à la fois les eaux très et peu salées) et ne fréquente pas le même biotope ; on la rencontre sur les rhizophores des palétuviers et sur les plantes aquatiques, parfois sur les sédiments vaseux au bord des mangroves. L'une, *Neritina glabrata*, est une espèce de pleine eau qui ne supporte pas la dessiccation ; l'autre, *Neritina kuramoensis*, ne peut survivre si on la maintient dans l'eau et supporte de passer la saison sèche enfouie dans un sédiment qui s'assèche peu à peu.

### 3.1.2. Le genre *Pachymelania*

Le genre *Pachymelania* compte trois espèces, *Pachymelania fusca* (fig. 19 a et b), *Pachymelania aurita* (fig. 19 c et d) et *Pachymelania byronensis* (fig. 19 e) ; on dispose des travaux de BINDER (1959) et de OYENKAN (1984) sur leur anatomie, de OYENKAN (1979), AJAO et FAGADE (1990b et 1990c) sur leur écologie en lagune de Lagos (fig. 20), de PLAZIAT (1977) au Cameroun. Un article de BINDER (1977) porte sur les variations de coloration de la coquille chez *Pachymelania aurita*. Enfin, quelques caractères de la bioécologie de ces Melaniidae sont notés par MONTEILLET et PLAZIAT (1979 et 1980) qui décrivent

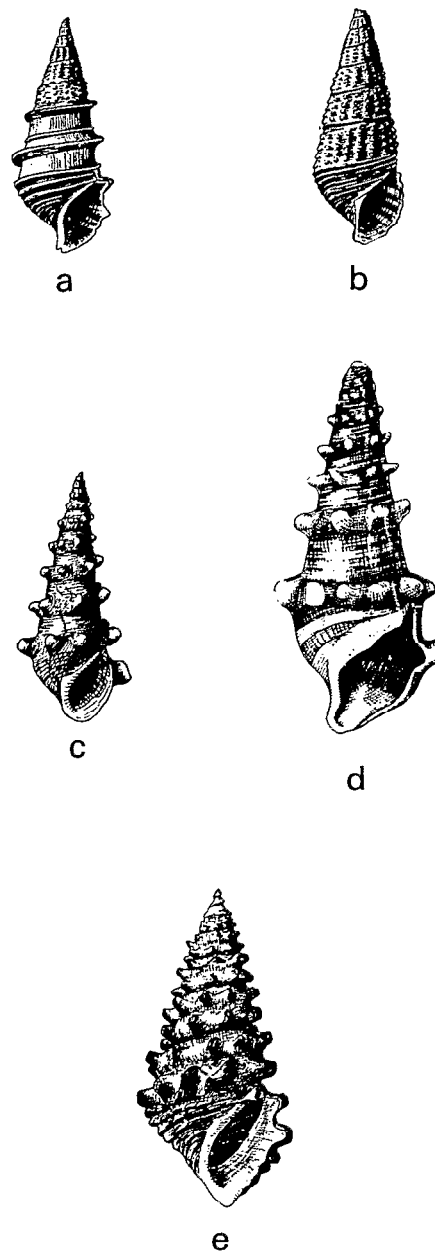


FIG. 19. — a. *Pachymelania fusca*; b. *Pachymelania fusca quadriseriata*; c et d. *Pachymelania aurita*; e. *Pachymelania byronensis* (a, b, c et e, tiré de NICKLÈS, 1950; d, tiré de EDMUNDS, 1978).

les peuplements de mollusques dans l'estuaire de la Gambie et la basse vallée de la Casamance.

Les trois espèces ont sensiblement la même anatomie (BINDER, OYENKAN) ; chez *Pachymelania aurita*



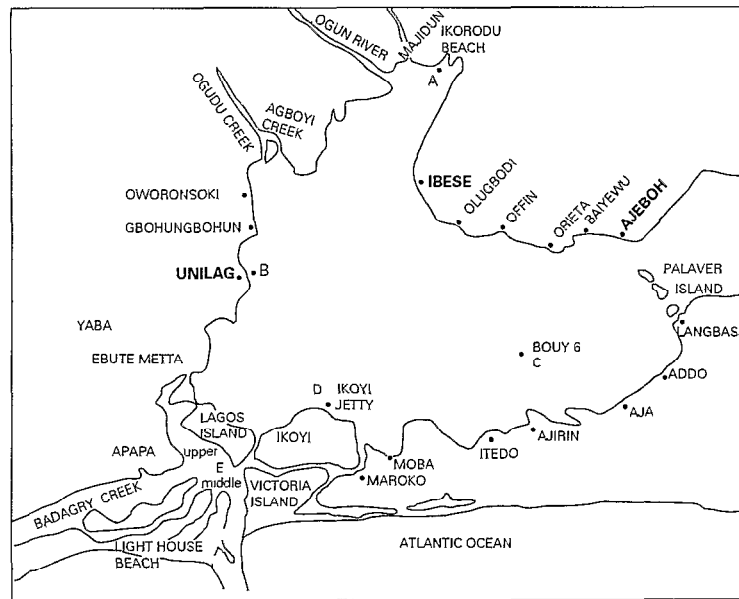


FIG. 20. — Carte de la lagune de Lagos (tiré de OYENKAN et BOLUFAWI, 1986).  
Map of the Lagos lagoons.

et *Pachymelania byronensis*, la branchie occupe toute la surface dorsale de la cavité palléale. Elle est plus étroite chez *Pachymelania fusca* et se termine avant d'atteindre l'extrémité de la cavité palléale, ménageant ainsi un espace à paroi lisse, sans vascularisation particulière, mais qui peut être l'esquisse d'un poumon palléal.

Le bulbe buccal très petit, la radula faible, le bord du manteau frangé semblent indiquer un certain degré d'adaptation à une nutrition par filtration ; il s'agit en tout cas de mollusques microphages (microphages agglutineurs, précise BINDER en 1977).

Chez la femelle, un réceptacle séminale en forme de gouttière a pour fonction de capter le sperme et de le diriger vers une bourse copulatrice placée près de l'ouverture de l'oviducte. La partie palléale du gonoducte du mâle forme une simple gouttière ouverte sur toute sa longueur. OYENKAN et BINDER ne semblent pas interpréter de la même façon les structures génitales femelles qu'ils observent chez les *Pachymelania* ; le premier assimile la bourse copulatrice à une bourse incubatrice pour les œufs tandis que le second considère le sillon profond qui prolonge l'oviducte sur le côté droit du pied comme une disposition caractéristique des *Mélaniens ovipares*.

BINDER (1977) étudie, en Côte-d'Ivoire, la disposition des motifs colorés sur la coquille des populations de *Pachymelania aurita* en lagune Ébrié et, plus

accessoirement, en lagune de Grand Lahou. Chez ce prosobranch, la coquille est ornée de bandes spirales foncées (noir, brun foncé, rougeâtre, orangé) sur fond clair (jaune) ; elle peut être aussi entièrement claire ou foncée. Une analyse statistique des combinaisons observées de ces bandes montre qu'il existe un fort degré d'association entre certaines d'entre elles. À petite échelle (quelques dizaines de mètres), il n'y a pas de différence significative entre les échantillons. En revanche, on assiste, en lagune Ébrié, à une évolution assez régulière de la fréquence des bandes (cline) quand on va de Dabou à Abidjan ; une autre cline s'observe de Bingerville jusqu'au fond de la lagune vers l'est. La coupure dans la répartition de ce mollusque (la zone d'Abidjan, où débouche le canal de Vridi, présente, en saison sèche, des taux de salinités élevés, défavorables à la présence de *Pachymelania aurita*), correspond donc aussi à une discontinuité des motifs ornementaux colorés. La différence est encore plus nette entre les populations des lagunes Ébrié et de Grand Lahou. BINDER en déduit que les variations de coloration ne peuvent être la conséquence d'une sélection par la prédation, les prédateurs rencontrant partout dans la lagune les mêmes conditions de turbidité élevée ; il pense que le phénomène est une des manifestations visibles de l'adaptation de l'espèce à diverses composantes écologiques du milieu.

Selon OYENÉKAN (1979), chaque espèce occupe un habitat particulier. *Pachymelania aurita* vit sur des fonds de sables vaseux en lagune ouverte en évitant cependant les zones à forts courants; il ne descend pas au-delà de 5 m. *Pachymelania fusca* (il s'agit ici de la forme *quadriseriata*) occupe les vases des mangroves en bordure de lagune (en se réfugiant, lors de la saison sèche, dans les aires ombragées, ou en s'enfouissant dans le sédiment), tandis que *Pachymelania byronensis* est cantonné au débouché des rivières là où les eaux restent pratiquement douces toute l'année (salinité toujours inférieure à 1,5 ‰).

Les expérimentations ont permis de mettre en évidence les effets des variations de température et de salinité sur les espèces, ainsi que ceux de la dessiccation. *Pachymelania aurita* et *Pachymelania fusca quadriseriata* sont euryhalins et supportent dans leur habitat des écarts annuels de salinité entre 0 et 27 ‰; ils ne peuvent cependant survivre plus de 22 jours quand ils sont maintenus à 27,5 ‰; à l'inverse, *Pachymelania byronensis* ne peut tolérer plus de 7 jours une salinité supérieure à 2 ‰. *Pachymelania aurita* et *Pachymelania byronensis* n'ont aucune disposition pour la vie amphibie; placés dans le biotope de *Pachymelania fusca*, souvent exposé au soleil, ils meurent au bout de 7 jours alors que cette troisième espèce est capable de vivre hors de l'eau de 4 à 6 mois bien qu'aucune adaptation anatomique évidente ne la prédispose à ce mode de vie, sinon la présence de la chambre palléale signalée par BINDER.

D'après les observations de MONTEILLET et PLAZIAT (1980), *Pachymelania fusca* préfère les substrats vaseux à débris végétaux abondants et s'écarte peu de la zone intertidale; *Pachymelania aurita* vit surtout dans le haut de la zone infralittorale sur des sédiments à dominante sableuse.

Les recherches de AJAO et FAGADE, également en lagune de Lagos, portent uniquement sur *Pachymelania aurita*. Cette espèce, très commune au Nigeria, est récoltée et consommée par de nombreuses ethnies côtières (de même que *Tympanotonus fuscatus*), et fait même l'objet d'un commerce sur les marchés. Elle constitue par ailleurs, dans sa phase juvénile, une part importante de l'alimentation des poissons malacophages (FAGADE, 1969).

Malgré les fluctuations importantes de la salinité (fig. 21) sur une majeure partie de l'étendue lagunaire — on passe ainsi de 20-30 ‰ en février (saison sèche) au voisinage de 0 ‰ en juin (saison des pluies) —, et des changements continus de la nature des sédiments sur les fonds, notamment au nord-ouest et au centre, l'espèce est largement distribuée. On note parfois de fortes densités, souvent supérieures à 2000/m<sup>2</sup>, une récolte de 60 000 juvéniles/m<sup>2</sup> ayant même été réalisée en février 1986. *Pachymelania aurita* est par ailleurs présente en toute saison. Sa

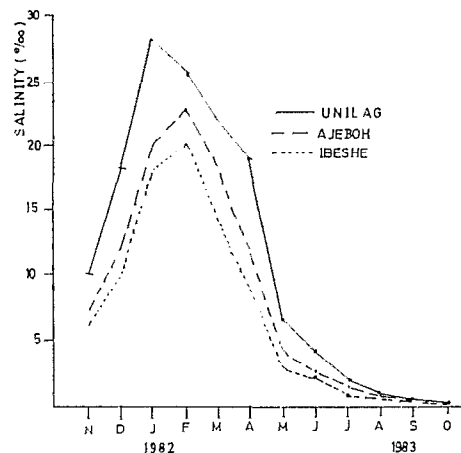


FIG. 21. — Variations de la salinité en trois sites de la lagune de Lagos, de novembre 1982 à octobre 1983 (tiré de OYENÉKAN et BOLUFAWI, 1986).

Bottom water salinity variations; samples from three sites on the Lagos lagoon between November 1982 and October 1983.

préférence va aux sédiments de sable fin ou moyen modérément envasé, assez riches en matière organique, peu profonds; elle n'est pas récoltée sur les vases noires de la zone lagunaire centrale ni au voisinage des émissaires d'eaux usées urbaines ou industrielles.

AJAO et FAGADE considèrent ce Melaniidae comme un filtreur (*ciliary feeder*). Les sexes sont séparés. La reproduction a lieu en saison sèche (mi-décembre à début avril); les gamètes mâles émis dans l'eau sont collectés par un organe spécialisé de la femelle en forme de gouttière et vont fertiliser les oocytes à l'extrémité proximale de l'oviducte; après fécondation et développement interne jusqu'au stade trochophore, il y a émission des larves dans le plancton; la vie planctonique ne dure que 7 à 8 jours; après passage par le stade véligère, se produit la colonisation des fonds par les juvéniles. On notera cependant une contradiction dans les textes de ces auteurs (1990 b et 1990 c); le premier article signale, ainsi qu'il est dit ci-dessus, que *the fertilized ova are spawned as plankto-trochophore larvae which develop into veliger larvae*, et le second que : *eggs were laid in long gelatinous strings often coated with mud and faecal matter*.

La production de *Pachymelania aurita* est évaluée en trois stations de la lagune de Lagos qui ont fait l'objet d'un suivi de février 1985 à décembre 1986. Les valeurs obtenues sont respectivement de 0,047; 1,132; 6,480 g/m<sup>2</sup>/an, ce qui correspond à des P/B de 0,007; 1,580; 2,271.

PLAZIAT (1977) donne aussi quelques informations sur *Pachymelania fusca*. L'espèce se rencontre dans les mangroves de l'estuaire du Cameroun qui couvrent la moitié supérieure du domaine intertidal, la totalité du domaine supratidal, plus une partie de la slikke, sur substrats variés mais toujours riches en débris végétaux; on relève dans ces zones une gamme de salinité de 0,02 à 15 ‰. La forme granuleuse de *Pachymelania fusca*, *granulosa* (= *quadrise-riata*), est nettement plus fréquente dans le domaine supratidal. Les facteurs qui déterminent ce polymorphisme ne sont pas clairement perçus. Il y aurait combinaison possible de facteurs abiotiques (salinité, durée d'immersion, intensité lumineuse) qui influencerait sur un facteur biotique fondamental : la qualité et la quantité de nourriture disponible dans chaque microbiotope.

### 3.1.3. *Tympanotonus fuscatus*

JOHANSSON (1956), décrit dans le détail l'anatomie interne de *Tympanotonus fuscatus* (fig. 22 a et b). Il note la présence d'un œil palléal au bord du manteau, à la base du tentacule. La lentille cornéenne de cet œil est externe et doit avoir, de ce fait, un faible pouvoir de réfraction dans l'eau, contrairement à celle de l'œil du tentacule qui est interne; cet œil palléal doit, en revanche, bien fonctionner en milieu aérien et constitue donc une adaptation de l'espèce à la vie en milieu exondé.

Les branchies, à filaments bas et larges, sont analogues à celles des littorines; c'est une autre manifestation, au plan de l'anatomie, des possibilités de ce Potamididae de vivre dans la zone intertidale.

Comme chez *Pachymelania*, la masse buccale est plutôt petite, longue, étroite, ce qui donne à penser que *Tympanotonus* est microphage (lécheur de film probablement).

Les sexes sont séparés; la femelle possède un oviducte avec une gouttière qui a pour fonction de collecter le sperme et de le conduire vers un réceptacle séminal; le mâle est dépourvu de pénis et émet ses produits sexuels en pleine eau le long d'une gouttière palléale.

Selon MONTEILLET et PLAZIAT (1980), ce gastropode accepte tous les types de substrat pourvu qu'ils soient riches en débris organiques; abondant en zone intertidale, il peut descendre jusqu'à une profondeur de 2 m.

Les conclusions de PLAZIAT (1973 et 1977) à propos du polymorphisme de *Tympanotonus*, qui peut présenter une forme épineuse, *Tympanotonus fuscatus radula*, sont sensiblement les mêmes que celles exposées par l'auteur à propos de *Pachymelania fusca*. Les deux espèces fréquentent les mêmes biotopes avec une prépondérance des formes ornementées dans les milieux les plus exondés. Dans le delta du Sénégal

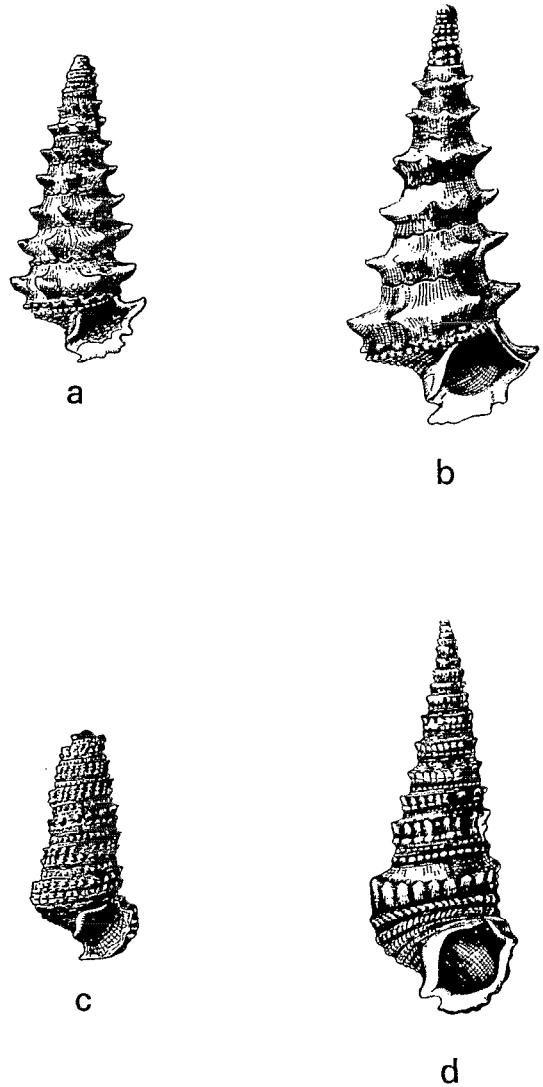


FIG. 22. — a et b. *Tympanotonus fuscatus*; c et d. *Tympanotonus fuscatus radula* (a et c, tiré de NICKLÈS, 1950; b et d, tiré de EDMUNDS, 1978).

(MONTEILLET, 1979) et en Casamance (MONTEILLET et PLAZIAT, 1980), on n'observe cependant pas de zonation distincte des formes *fuscatus* et *radula*.

MONTEILLET (1979), en utilisant des techniques de marquage, montre sans ambiguïté que l'ornementation de la coquille chez *Tympanotonus fuscatus* dépend effectivement des conditions de milieu. Des individus déplacés d'une station à l'autre changent d'ornementation. Les formes *fuscatus* et *radula* de *Tympanotonus fuscatus* constituent donc des écotypes.

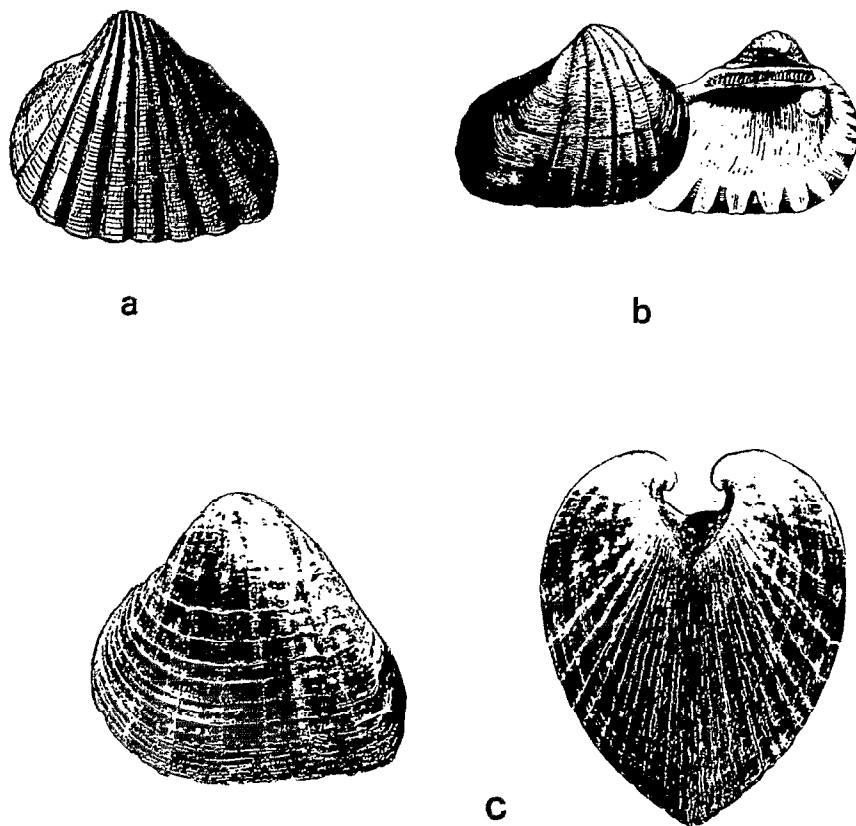


FIG. 23. — *Anadara senilis*  
a. (tiré de NICKLÈS, 1950); b. (tiré de EDMUNDS, 1978); c. (tiré de WOLFF *et al.*, 1987).

Des varices sur la coquille de *Tympanotonus* (MONTEILLET et PLAZIAT, 1979 et 1980) témoignent d'un arrêt de croissance lié à une période de jeûne prolongé; c'est le signe probable d'un séjour anormalement long hors de l'eau, sans possibilité de regagner le milieu aquatique en raison d'une baisse exceptionnelle du niveau des eaux (sécheresse), et l'indice d'une adaptation remarquable à l'exondation.

Enfin, POWELL *et al.* (1987) mettent en évidence une forte déviation des distributions de taille, conséquence de l'exploitation de ce Potamididé par les villageois dans le delta du Niger.

### 3.2. Les bivalves

Les genres ou espèces sur lesquels ont porté les recherches sont parmi les plus abondants des écosystèmes paraliques ouest-africains; leur production est élevée et supporte dans certains cas le poids d'une importante prédation de la part des poissons malaco-

phages ou de l'homme, ce qui leur confère alors un certain intérêt économique; ils peuvent être aussi à l'origine de nuisances non négligeables (les tarets). Au total, cinq familles sont concernées: les Arcidae (*Anadara senilis*), les Ostreidae (*Crassostrea gasar*), les Donacidae (*Iphigenia truncata*), les Alloididae (*Corbula trigona*), enfin les Terebridae (plusieurs espèces).

#### 3.2.1. *Anadara senilis*

Ce bivalve a fait l'objet de nombreuses études.

YONGE (1955) donne une description de l'organisation interne de *Anadara senilis* (fig. 23 a, b et c). Il relève certains caractères primitifs; en particulier, il n'y a pas fusion des bords du manteau pour former des siphons; les deux orifices permettant le passage des courants inhalants et exhalants sont situés postérieurement et se forment par simple écartement des bords (fig. 24 b)

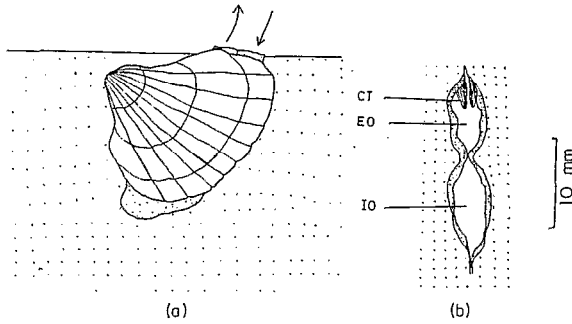


FIG. 24. — a. Position de *Anadara senilis* dans le sédiment, en vue latérale; b. bords du manteau formant les siphons à la surface du sédiment, vue verticale; CT, cténidie; IO, orifice inhalant; EO, orifice exhalant (tiré de YOLOVE, 1975).  
*Anadara senilis*, fully buried; a. in side view; b. in surface view;  
 CT, tip of ctenidium; IO, inhalant opening; EO, exhalant opening.

YOLOVE (1975) considère que trois caractères de l'anatomie fonctionnelle de *Anadara* sont remarquables :

- le périostracum est sécrété par les cellules du lobe médian du bord du manteau et non par les cellules du lobe externe comme chez la plupart des bivalves ;

- les mécanismes ciliaires qui règlent la fonction d'alimentation sont bien adaptés à un mode de vie dans un substrat souvent envasé ; l'espèce est rangée parmi les filtreurs (*suspension feeder*) mais les ouvertures siphonales ne dépassent le niveau du sédiment que de 1 mm (fig. 24 a) ; il suffit alors d'une faible turbulence pour que du matériel sédimentaire mis en suspension soit capté par le courant inhalant et pénètre dans la cavité palléale ; les particules les plus grossières sont éliminées par le réseau des robustes cils frontaux des cténidies tandis que les plus fines subissent un tri et sont enlevées au niveau des palpes labiaux par le réseau des rides transversales ;

- il est connu que le calcium servant à l'élaboration de la coquille des mollusques peut être mis en réserve dans le manteau (sous forme de sphérules de carbonate), les glandes digestives, les reins et le sang ; chez les bivalves on ne connaît pas de cas où le stockage du calcium s'effectue au niveau des gonades, sinon chez *Anadara senilis* ; on observe en effet, dans le tissu conjonctif des ovaires de cette espèce, au moment de la période de reproduction, la présence de nombreux corpuscules de carbonate de calcium ; ce phénomène, qui affecte 18 % des femelles, n'a pas échappé aux villageois qui ont l'habitude de consommer ces mollusques et qui les qualifient alors de « coques pierreuses » ; il convient de

noter que, par rapport à sa taille, *Anadara senilis* possède, parmi les bivalves, une des coquilles les plus lourdes et les plus épaisses.

Le même auteur (YOLOVE, 1974a) associe la forme de la coquille aux conditions de milieu ; les valves seraient hautes, triangulaires et munies de crochets très incurvés dans les biotopes soumis à la marée, plus quadrangulaires là où l'influence de la marée est faible ou nulle.

L'écologie de *Anadara* est, par ailleurs, assez bien connue par les travaux de YOLOVE (1969, 1974a et 1974b, 1975, 1976) au Nigeria, AFINOWI (1976) au Nigeria et au Ghana, OKERA (1976) en Sierra Leone, YANKSON (1982) au Ghana, SECK (1985) au Sénégal, WOLFF *et al.* (1987) en Mauritanie.

Ce bivalve est rencontré dans des sédiments à faible profondeur (< 5 m), en eaux calmes (il est absent de la zone portuaire de Lagos balayée par de forts courants en saison des crues), de salinité comprise entre 10 et 28 ‰. Dans certaines lagunes du Ghana, cependant, selon AFINOWI, *Anadara senilis*, de même que d'autres organismes (*Crassostrea gasar*, *Balanus pallidus stultsburi*), s'est adapté aux sursalures (jusqu'à 38,5 ‰) ; deux hypothèses sont avancées pour expliquer cette anomalie : i) c'est une sous-espèce qui vit au Ghana ; ii) il y a eu accommodation graduelle aux fortes salinités. Cette dernière hypothèse est sans doute à retenir puisque des récoltes de *Anadara* ont été obtenues en 1977 dans une zone de la Casamance où la salinité atteignait 42 ‰ (MONTEILLET et PLAZIAT, 1980) puis en 1986 dans le même milieu, avec une sursalure de 50 ‰ (observations non publiées) ; sur le banc d'Arguin (WOLFF *et al.*), les populations de *Anadara* supportent des salinités de 55 ‰. Cette espèce accepte tous les types de fonds meubles à l'exception des sédiments vaseux réducteurs à forte teneur en matière organique où les gonades des adultes se développent mal et où le recrutement est mauvais.

Si les juvéniles, selon YOLOVE (1975), peuvent quitter le sédiment où ils sont enfouis pour se déplacer de 10-20 cm et s'enterrer de nouveau, les adultes sont tout à fait sédentaires et ne quittent qu'exceptionnellement leur terrier, par exemple quand ils sont délogés par un poisson fouisseur comme la raie. Le même chercheur observe chez *Anadara* une vive sensibilité à l'intensité lumineuse : si une ombre passe devant un mollusque, il ferme aussitôt ses valves. Ce comportement lui permet peut-être d'échapper à des prédateurs comme les raies qui projettent leur ombre sur le fond au moment de leur passage.

En lagune de Lagos (AFINOWI), les larves de *Anadara* sont présentes toute l'année mais l'abondance est maximale en fin de saison humide (juillet à octobre en 1962, septembre à novembre en 1963) ; la

gamétogenèse a lieu en début de saison sèche (décembre à mars) et la maturation des gamètes d'avril à juin. En Sierra Leone (OKERA), les larves commencent à s'installer sur le fond en novembre-décembre (4-5 postlarves/m<sup>2</sup>) et le recrutement est maximal en janvier-février (130/m<sup>2</sup>) pour s'arrêter d'août à octobre. Au Sénégal (SECK), la reproduction aurait lieu en juin-juillet, début de la saison des pluies.

La croissance est étudiée au Nigeria dans les deux premières années de vie seulement, au bout desquelles le bivalve atteint une taille moyenne de 46 mm. *Anadara* croît plus rapidement la première année (35 mm de taille moyenne). On note un développement ralenti de juillet à septembre (période de pauvreté planctonique et de libération des gamètes dans le milieu) alors que la période d'avril à juin, où l'abondance du plancton est maximale, est particulièrement favorable à une croissance rapide. En Sierra Leone, l'observation des anneaux concentriques présents sur la coquille, formés annuellement de juillet à septembre (saison des pluies), en une période où la croissance est faible, permet de déterminer l'âge. Par application d'un modèle (von Bertalanffy), on calcule les paramètres de croissance. Suivant les milieux échantillonnés, K varie de 0,22 à 0,31 et L  $\infty$  de 99 à 145 mm, la durée de vie étant estimée à 8-9 ans. Dans l'ensemble, on constate une bonne concordance des résultats du Nigeria et de Sierra Leone.

YOLOYE (1974b) et YANKSON ont mené des recherches sur la maturation des gonades et la sexualité chez *Anadara senilis*, respectivement au Nigeria et au Ghana. Le premier auteur conclut que le bivalve est hermaphrodite protandrique; tous les individus naissent mâles et, à la fin de leur première année, se transforment en femelles, cela en lagune de Lagos.

Ce n'est pas du tout ce qui est observé dans les lagunes côtières du Ghana, que ce soit en lagune de type ouvert (lagune Benya où la température de l'eau varie de 24 à 32 °C et la salinité de 10 à 40 ‰) ou de type fermé, séparé de la mer par un cordon littoral rompu seulement en saison des pluies (lagune Brenu, où l'eau est plus chaude, 27 à 34 °C et où l'on rencontre en saison sèche des conditions d'hyper-salinité, avec des variations annuelles de 27 à 70 ‰). La plupart des spécimens de taille supérieure à 19 mm (longueur de la coquille) sont sexuellement matures. En lagune ouverte, on dénombre 52 % de femelles aussi bien chez les adultes que chez les juvéniles; en lagune fermée, on compte 70 % de femelles chez les juvéniles et 66 % chez les adultes. Le nombre d'hermaphrodites est toujours faible (< 1 %). Le suivi des populations ne révèle qu'une faible variation de ces valeurs tout au long de l'année

(octobre 1975 à décembre 1976), du moins en lagune de Benya car, à Brenu, les conditions hydrologiques de mars 1976, une hypersalinité supérieure à 50 ‰, associée à des températures élevées de 32-34 °C, provoquent l'extinction de la population de *Anadara*. Un nouveau stock est cependant recruté après la saison des pluies, quand le contact mer-lagune est rétabli; ce repeuplement se produirait à la suite de la dispersion en mer des larves en provenance de la lagune de Benya, proche, où la reproduction de l'espèce est quasi continue toute l'année.

De ses observations sur le sex ratio, YANGSON déduit qu'il n'y a pas de changement de sexe avec l'âge; les rares cas d'hermaphrodisme ne révèlent pas de signe de régression des follicules de l'un ou l'autre sexe dans les gonades et ne peuvent donc être considérés comme phase de transition dans un processus d'hermaphrodisme protandrique. L'existence d'une majorité de femelles en lagune fermée apparaît assez paradoxale; en effet, le développement sexuel chez les femelles requiert plus d'énergie que chez les mâles; les lagunes fermées étant plus pauvres, on s'attendrait au résultat inverse. L'explication est sans doute à rechercher dans une mortalité différentielle chez les larves et le naissain, liée aux conditions de milieu.

Si YOLOYE, en lagune de Lagos, observe quelques hermaphrodites chez les juvéniles et non dans la population adulte, c'est sans doute la conséquence d'un échantillonnage insuffisant. Le fort pourcentage relevé de femelles adultes (76 %) tient vraisemblablement au fait que la lagune de Lagos est plutôt apparentée au type fermé; mais la totale absence de juvéniles femelles (taille < 19 mm en longueur de coquille pour un âge inférieur à 6 mois), qui constitue le principal argument de YOLOYE pour conclure que *Anadara senilis* est une espèce hermaphrodite protandrique, est tout à fait en contradiction avec les résultats obtenus au Ghana.

En Sierra Leone comme au Nigeria, l'espèce est pêchée par les villageois sur des bancs, par petits fonds, si bien qu'il est rare de rencontrer des exemplaires âgés de plus de deux ans; les «coques» sont susceptibles d'être exploitées à partir de 22 à 25 mm de longueur. Au Sénégal, la taille moyenne des *Anadara* est liée à l'intensité des prélèvements sur les différents stocks; là où l'activité de pêche est forte, comme à Joal, la taille ne dépasse pas 25 à 30 mm.

Mis à part cette collecte par l'homme, *Arca senilis*, qui possède une coquille très épaisse et très solide, ne fait l'objet de prédation naturelle que dans ses stades juvéniles où il peut être attaqué par les mollusques perforants (*Thais forbesi*, *Thais callifera*) et consommé par les oiseaux, les crabes (*Callinectes*) et les raies (*Trygon margarita*).

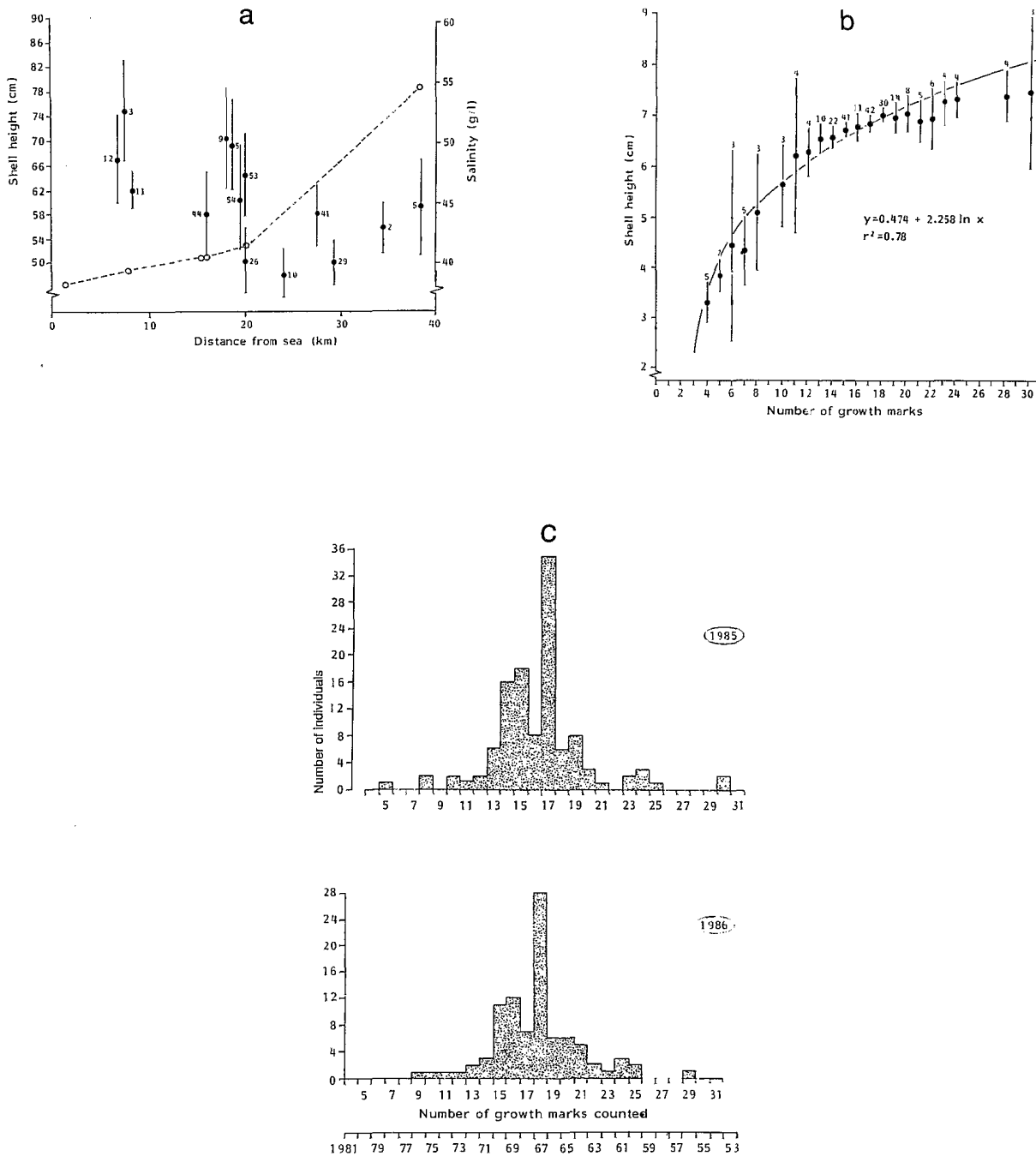


FIG. 25. — a. Hauteur moyenne de la coquille d'*Anadara senilis* et salinité du milieu en fonction de la distance à la mer (observations d'avril 1986 sur le banc d'Arguin); b. relation entre la hauteur de la coquille et le nombre de stries de croissance, données de 1985 et 1986 (points = moyennes; barres verticales = intervalles de confiance à 95 % pour  $n > 3$ ; les nombres indiqués correspondent aux spécimens considérés); c. fréquences du nombre de stries de croissance en avril 1985 et février-avril 1986 (tiré de WOLFF *et al.*, 1987).

*Anadara senilis* on the Banc d'Arguin, a. relationship between average shell height, salinity in April 1986 and geographic position of the sampling sites from open sea; b. shell height in 1985 and 1986 in relation to the number of growth marks; dots indicate averages, bars indicate 95 % confidence intervals for  $n > 3$ , numbers denote number of specimens considered; c. frequency of occurrence of growth marks on the shell in April 1985 and February to April 1986.

En Mauritanie, sur le banc d'Arguin (WOLFF *et al.*), *Anadara senilis* vit dans des conditions tout à fait particulières sur des bancs sableux littoraux découverts à marée basse. Les densités et les biomasses rencontrées (en 1985 et 1986) sont très variables; les plus élevées (30 individus/m<sup>2</sup>, 100 g/m<sup>2</sup> en poids sec sans cendre) correspondent à des biotopes très abrités; la biomasse moyenne est de 5,5 g/m<sup>2</sup>. On observe également une répartition des tailles par rapport au rivage; les grands individus sont plus éloignés du littoral que les petits (fig. 25 a). Ce gradient mer ouverte-rivage se superpose à un gradient de salinité car on passe de 35 ‰ en mer à 55 ‰ (avril) à une quarantaine de kilomètres à l'intérieur du banc.

Les stries concentriques qui délimitent les zones de croissance se forment annuellement; il y aurait en effet interruption de la croissance en été où les fortes chaleurs (l'eau est à 30 °C) coïncident avec des sur-salures de plus de 50 ‰. Une courbe de croissance peut ainsi être tracée (fig. 25 b); elle est valable pour les individus de taille supérieure à 30 mm (hauteur de la coquille), âgés de plus de 3 ans; ce qui permet de constater qu'au-dessus de 60 mm (> 10 ans), la croissance est lente, de 0,5 à 1 mm par an; l'espèce atteint 30 ans d'âge pour une taille de 75 mm. La mortalité, élevée chez les jeunes, est environ de 10 % à partir de 10 ans d'âge; la prédation, intense au début (oiseaux, poissons) devient faible sur les *Anadara* de plus de cinq ans qui n'ont à craindre que les huitriers-pies, responsables d'une mortalité de 5 à 10 %, ainsi que les gros gastropodes *Cymbium Cymbium* qui auraient un impact de moins de 1 % sur la population. Sur un site peuplé uniquement d'individus âgés, le rapport P/B a été évalué à 0,02 (pour les années 1985-1986), ce qui est bien évidemment le signe d'une population à faible production et forte longévité.

L'examen des modes dans la distribution des effectifs en fonction du nombre de stries de croissance, c'est-à-dire de l'âge (fig. 25 c), montre que les hivers (période de reproduction) 1970-1971, 1969-1970, 1967-1968, ont été favorables au recrutement. Il y aurait eu à ces périodes présence d'eaux saumâtres sur le banc d'Arguin, ce qui se produit seulement quand tombent de très fortes pluies. D'où l'hypothèse d'une relation recrutement/pluviométrie qui reçoit un début de vérification car une bonne corrélation est trouvée entre le débit moyen mensuel du fleuve le plus proche, le Sénégal, et la force en effectifs des classes d'âge.

Les travaux de DJANGMAH *et al.* (1979), ont pour objet de tester en laboratoire la capacité d'adaptation de *Anadara senilis* aux variations de salinité, régulières ou brutales. On fait ainsi passer le bivalve

de l'eau de mer à 33,5 ‰ à de l'eau douce à 0 ‰, et l'on constate que *Anadara* clôt ses valves et s'isole du milieu quand la salinité descend au-dessous de 15 ‰; l'espèce est en effet incapable de réguler la pression osmotique et ionique de son haemolymph pour contrecarrer les effets résultant d'une modification rapide du milieu extérieur, situation qui se présente dans la nature: *Anadara* peuple des fonds surmontés d'une faible couche d'eau ou carrément exondés à marée basse où de fortes pluies et l'arrivée d'eaux de ruissellement peuvent rapidement faire chuter la salinité.

DJANGMAH et WOOD (1977), DJANGMAH *et al.* (1978, 1980) ont également étudié la physiologie de la respiration chez cette espèce. L'haemolymph de *Anadara senilis* présente en effet la particularité, de même que celle d'une vingtaine d'autres bivalves, notamment des Arcidae, de contenir de l'hémoglobine (d'où sa couleur rouge et la terminologie anglophone de *bloody cockle* ou de *blood clam*). Comme chez quelques autres espèces appartenant au genre *Anadara*, on distingue chez l'espèce ouest-africaine deux types d'hémoglobine (Hb I et Hb II) contenus dans les cellules nucléées du sang et qui diffèrent par leur poids moléculaire, leur structure, leur composition chimique, leur capacité à capter l'oxygène. La proportion des deux hémoglobines est de 35/65, ce qui, compte tenu de son pouvoir supérieur de fixer l'oxygène, confère un rôle prépondérant à Hb II.

Des expérimentations, menées sur des exemplaires de *Anadara senilis* provenant de la lagune Elmina au Ghana et maintenus dans une eau à 25 °C et 33,5 ‰, ont porté sur la consommation d'oxygène par ce bivalve. On constate que l'espèce est capable de réguler sa consommation d'oxygène quand la pression du gaz décroît (fig. 26 a); cette consommation ne commence en effet à diminuer qu'au-dessous de 50 % de saturation; la baisse est régulière entre 50 et 10 % et s'accélère ensuite; mais, à 2 % de saturation la consommation est encore de 25 % par rapport à celle de départ. L'expérience montre aussi que la consommation d'oxygène est une fonction quasi linéaire du poids du corps. Après passage en milieu anaérobie pendant 24 h, le bivalve compense son déficit respiratoire en augmentant sa consommation d'oxygène de 128 %. Le rôle de l'hémoglobine dans la respiration peut être évalué en bloquant la fonction de fixation de l'oxygène du pigment par passage dans une atmosphère de monoxyde de carbone. La conséquence est une baisse d'environ 34 % du niveau de la consommation d'oxygène quelle que soit la saturation (fig. 26 b). Au total, il y a donc adaptation de l'espèce à maintenir sa respiration à un niveau élevé même si la tension d'oxygène baisse considérablement dans le biotope.



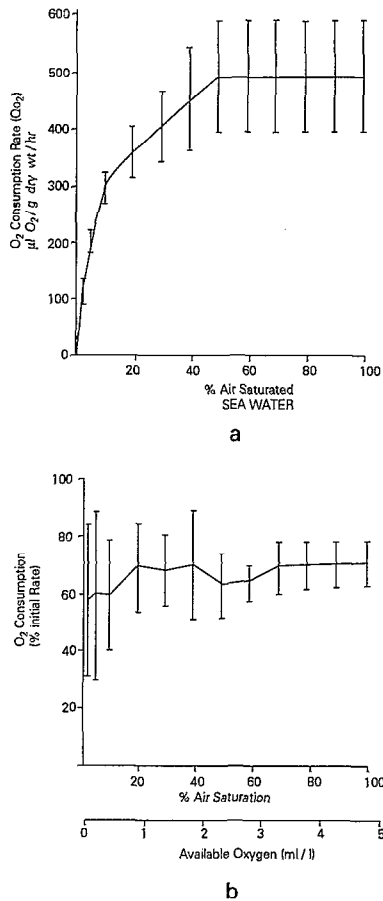


FIG. 26. — a. Variation de la consommation d'oxygène à 25 °C chez *Anadara senilis* en fonction de la baisse de teneur en oxygène de l'eau; b. pourcentage d'oxygène consommé par rapport à la situation précédente et dans les mêmes conditions expérimentales, après blocage de l'hémoglobine par CO (tiré de DJANGMAH *et al.*, 1980).

*Anadara senilis*, a. oxygen consumption rate at 25 °C as a function of declining oxygen tension of water ( $pO_2$ ); b. oxygen consumption (as percent of mean initial  $O_2$  consumption rate of unblocked specimens at the given  $pO_2$ ) of CO-blocked clams at 25 °C as a function of declining  $pO_2$ .

### 3.2.2. *Crassostrea gasar*

Plusieurs études importantes sont consacrées à l'huître de palétuvier ouest-africaine *Crassostrea gasar* (fig. 27 a et b); quelques-unes portent sur les populations naturelles mais la plupart sont réalisées dans un contexte expérimental, et destinées à mettre au point ou améliorer les techniques d'élevage. Dans ce contexte, on tentera de faire ressortir les résultats des recherches qui apportent des éléments de

connaissance fondamentale sur la biologie et l'écologie de l'espèce.

On citera SANDISON (1966b), SANDISON et HILL (1966), la publication de AFINOWI (1976), reprenant pour l'essentiel les conclusions des précédents auteurs sur les populations de la lagune de Lagos, AKPAN (1990), ceci pour le Nigeria; les résultats de HUNTER (1969) et KAMARA (1982) intéressent les gisements de l'estuaire de la Sierra Leone; une récente synthèse de MARZOVA *et al.* (1991) fait le point de tous les travaux réalisés en Guinée et au Sénégal dont on trouvera la liste en bibliographie; enfin, CAYRÉ (1971), BLANC (1962) et GILLES (1991) donnent quelques informations complémentaires sur *Crassostrea* au Congo et au Sénégal.

L'huître ouest-africaine se fixe nécessairement sur substrat dur. Dans les lagunes, les estuaires et les mangroves de la région, ce type de substrat est d'abord fourni par les racines aériennes de palétuvier; on peut cependant rencontrer des bancs

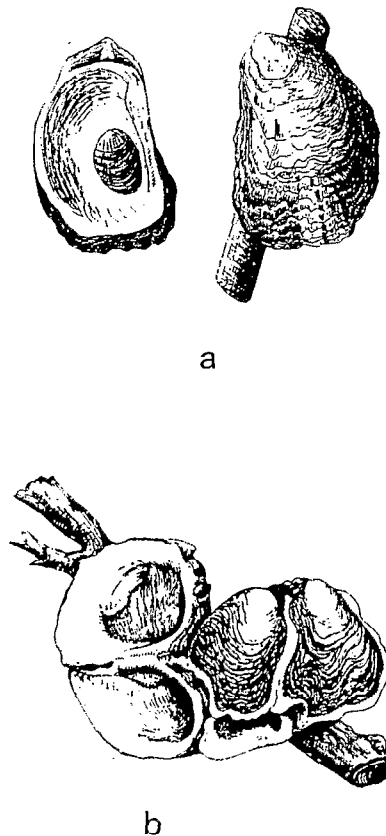


FIG. 27. — *Crassostrea gasar* a. (tiré de NICKLÈS, 1950); b. (tiré de EDMUNDS, 1978).

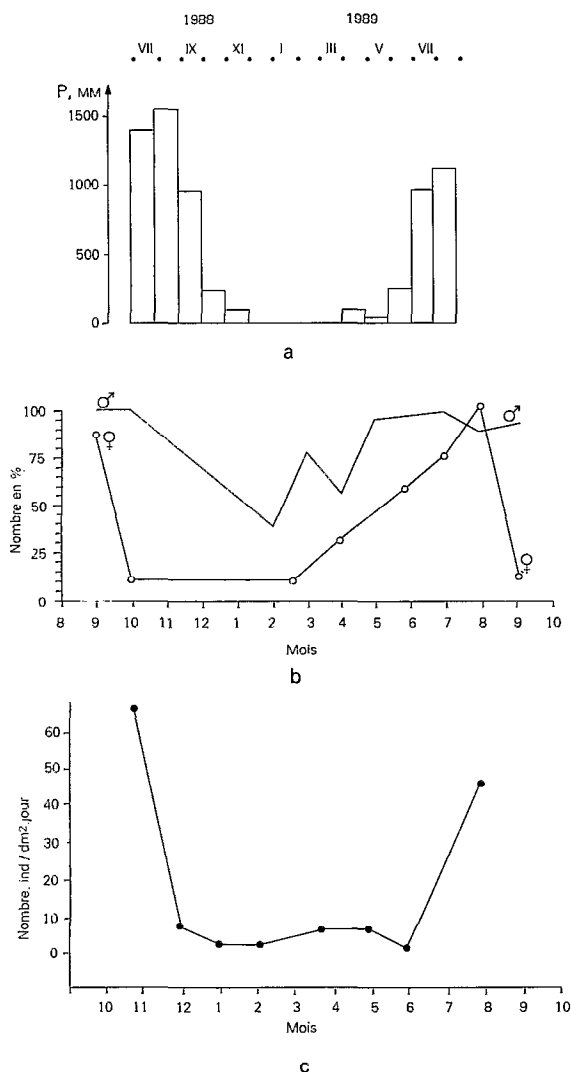


FIG. 28. — a. Précipitations dans la région de l'estuaire du Tabounsou (Guinée) de juillet 1988 à août 1989; b. variation de la quantité d'huîtres mâles et femelles à maturité dans la baie de Tabounsou (septembre 1989 à septembre 1990); c. fixation des larves d'huîtres sur les collecteurs dans l'estuaire du Tabounsou de novembre 1986 à août 1987

(tiré de MAROZOVA *et al.*, 1991).

a. histogram of rainfall in the Tabounsou estuary area (Guinea), between July 1988 and August 1989; b. variations of the number of mature oysters, male and female, in the Tabounsou bay from September 1989 to September 1990; c. settlement of oyster larvae on the collectors in the Tabounsou estuary between November 1986 and August 1987.

d'huîtres sur des sédiments sableux ou vaseux, à condition qu'il y ait sur le fond présence de coquilles permettant la fixation des larves (MAROZOVA *et al.*).

*Crassostrea* vit ainsi dans les zones intertidale et subtidale où elle peut atteindre de fortes densités et biomasses; HUNTER estime ainsi à 800 000 huîtres en moyenne par kilomètre de côte l'importance des stocks au voisinage de l'estuaire de la Sierra Leone tandis que MAROZOVA *et al.* évaluent la richesse en huîtres dans la région autour de Conakry à 250-270 tonnes, toujours par kilomètre de côte.

Chez les populations d'huître de palétuvier, les mâles dominent dans les petites tailles et les femelles dans les grandes, ce qui serait le signe d'un hermaphrodisme protandrique, le sexe changeant au cours du cycle vital (MAROZOVA *et al.*); au Sénégal, BLANC observe un sex ratio (18 % de mâles et 82 % de femelles) qui ne varie pas entre 1 et 5 ans. Au centre de l'aire de répartition, de la Guinée au Cameroun, la reproduction peut avoir lieu toute l'année, avec des variations saisonnières et interannuelles. En revanche, au Sénégal comme au Congo la période de reproduction est bien définie et correspond à la transition saison sèche-saison des pluies (juillet-août au Sénégal, octobre-décembre au Congo); la température élevée des eaux en fin de saison sèche favorise la maturation des gonades, l'émission des gamètes étant induite par la présence d'eaux chaudes (28-29 °C) en phase de dessalure (31-26 ‰). D'une manière générale, les auteurs situent les maxima de reproduction aux périodes de transition. En Sierra Leone, HUNTER signale un seul maximum en fin de saison sèche (mai-juin) tandis que KAMARA en observe en avril-mai, mais aussi en fin de saison des pluies (octobre-décembre). En Guinée, dans l'estuaire du Tabounsou (fig. 28 a, b et c), la reproduction serait plus intense en saison des pluies (août-novembre) qu'en saison sèche (janvier-mai); mais certaines années (1985-1986) échappent à cette règle. Au Nigeria, les larves sont présentes dans le plancton de la zone portuaire de Lagos de décembre à juin, c'est-à-dire en saison sèche et début de saison des pluies, la plus grande abondance étant observée en avril (SANDISON, SANDISON et HILL).

La maturation et la fécondation des ovocytes a lieu en pleine eau, chaque huître femelle émettant, suivant sa taille, de 0,4 à 5 millions d'ovocytes. La vie larvaire dure de 15 jours à trois semaines, le développement se faisant au travers des stades trochophore, véligère (ou prodossoconque I), enfin prodossoconque II. Les larves se nourrissent de bactéries, puis de flagellés; elles possèdent un phototropisme positif, ce qui leur permet de rester dans la couche supérieure (0-1 m) de la zone euphotique où se concentre la majeure partie de la biomasse planctonique. Leur tolérance à la salinité est large, de même que celle des juvéniles; ainsi, d'après GILLES, la fixation est importante en Casamance, au Sénégal, près de l'embouchure (à Carabane), pour des salinités

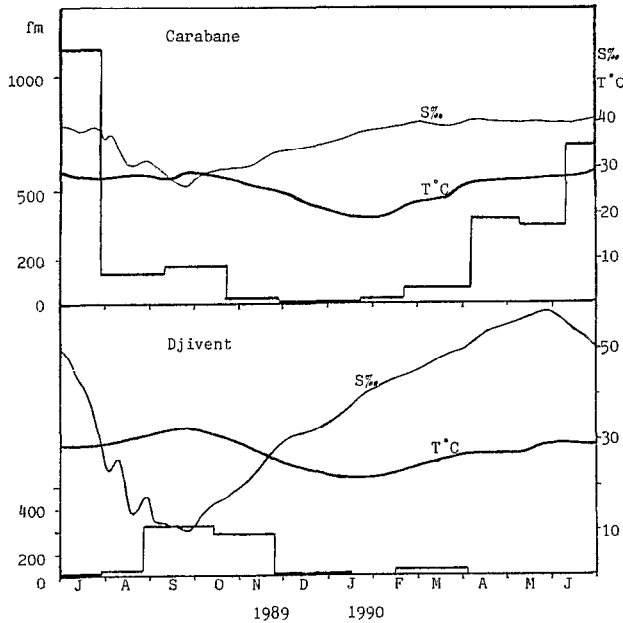


FIG. 29. — Fixation du naissain d'huître sur les collecteurs et fluctuation des valeurs de température et salinité aux deux sites étudiés en Casamance de juillet 1989 à juin 1990 (tiré de GILLES, 1991).

*Oyster spat settlement on the collectors and temperature-salinity fluctuations at the two studied sites in Casamance from July 1989 to June 1990.*

(fig. 29) supérieures à 39 ‰, mais elle est aussi observée au moment des faibles salinités (10 ‰) à 60 km en amont (à Djivent). On constate (MAROZOVA *et al.*) que les zones à faibles courants sont les plus propices à la fixation du naissain; en Guinée, cette fixation est ainsi de 1,5 à 2 fois plus élevée sur les palétuviers de la mangrove où les mouvements de l'eau sont faibles que sur les radeaux en pleine eau. La rugosité du substrat joue également un rôle, les surfaces lisses constituant des supports médiocres, de même que l'orientation, les larves ayant tendance à s'installer sur les faces à l'ombre pour éviter l'action du soleil au moment de l'émersion à marée basse.

Au Sénégal, la croissance de l'huître a été mesurée en élevage (BLANC), donc dans des conditions de vie beaucoup plus favorables qu'en milieu naturel. Elle est rapide la première année, l'huître atteignant 6,5 cm pour un poids total de 28,7 g et un poids de chair de 3,7 g; de 1 à 3 ans la croissance est quasi constante en taille, de 1,5 cm/an environ; à 3 ans, *Crassostrea* mesure ainsi 9,3 cm et pèse 83,2 g et 7,4 g respectivement en poids total et de chair; à partir de 3 ans, elle se ralentit, du moins pour ce qui

concerne la taille, car il y a, corrélativement, augmentation du poids et modification de l'aspect général du mollusque qui, pour une longueur de 10 cm pèse au total 103,5 g dont 9,9 g de chair. Plus au sud mais toujours au Sénégal, dans l'estuaire de la Casamance, GILLES estime que les huîtres ont une taille comprise entre 2,9 et 5,2 cm entre 7 mois et 1 an; la croissance serait plus rapide en immersion permanente que dans la zone intertidale; les périodes les plus propices à la croissance, juin-juillet puis octobre à mars, coïncident avec la diminution de la salinité des eaux; la stagnation constatée en août et septembre correspond à la maturation des gonades; au delà de 50 ‰ de salinité, l'huître cesse de grandir.

Les observations en Guinée (MAROZOVA *et al.*) montrent que dans la mangrove la zone la plus favorable à la croissance se situe entre 0,3 et 1,5 m au-dessus du 0 des marées, ce qui correspond à une courte immersion de 1,5 à 2 h par jour; la vitesse de croissance des mollusques toujours immergés (radeaux en pleine eau) est cependant plus élevée que dans la mangrove, la taille de 60 à 80 mm étant atteinte au bout de 7-8 mois; on constate ensuite un fort ralentissement, le poids de chair notamment n'augmentant pratiquement plus. Le régime optimal de salinité se situe entre 22 et 32 ‰; la croissance cesse au-dessous de 10 ‰; les battements ciliaires se ralentissent puis l'huître ferme ses valves pour passer en régime anaérobie; cet arrêt de la croissance en saison des pluies coïncide aussi avec la période de maturation des gonades. Aux époques de forte salinité (35-38 ‰ en avril-mai), la croissance se ralentit également.

En Sierra Leone, l'élevage sur radeaux donne aussi les meilleurs résultats (70 mm de longueur de coquille en 7-8 mois selon KAMARA; le facteur le plus important est la salinité; la croissance est rapide juste après la saison des pluies quand la salinité augmente, elle cesse pour des valeurs de 3 à 6 ‰. Les remarques de HUNTER sur les populations naturelles des estuaires de cette région vont dans le même sens: il y a ralentissement de la croissance en saison des pluies; de plus la taille moyenne des huîtres au bout d'un an est élevée (90 mm) là où la baisse de salinité est peu sensible, plus faible (70 mm) là elle est importante.

Même conclusion également au Nigeria, où la croissance n'a lieu qu'en saison sèche. Enfin, au Congo, des essais de grossissement en mer (CAYRÉ) montrent que *Crassostrea* est susceptible de se développer dans ce milieu puisque la taille de spécimens récoltés en lagune augmente en moyenne de 25 mm en 4 mois et demi.

On trouve dans MAROZOVA *et al.* quelques données sur la nutrition de l'huître de palétuvier; elle est à base de phytoplancton (diatomées, péridiniens) et de

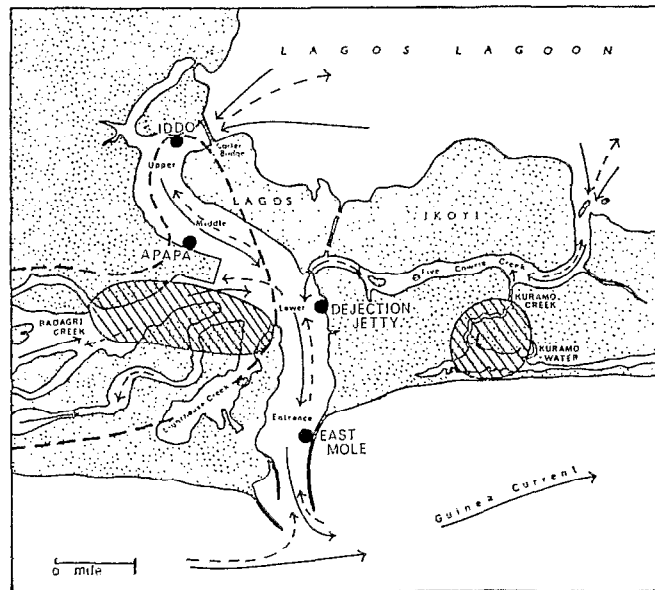


FIG. 30. — Répartition de *Crassostrea gasar* dans la zone portuaire de Lagos durant la saison sèche (tiretés) (tiré de HILL et WEBB, 1958); les aires hachurées correspondent aux populations permanentes tout au long de l'année; les directions du courant au jusant (trait plein) et au flot (tireté) sont indiquées.

The distribution of *Crassostrea gasar* in Lagos Harbour during the high salinity season (broken line limit) and throughout the year (hatched area); directions of water flow during ebb time (full line arrow) and flood time (broken line arrow) are indicated.

débris organiques. La vitesse de filtration chez une huître de taille commerciale (75 mm) est évaluée à 5,3-5,6 l/h.

Le principal facteur responsable de la mortalité et sur lequel tous les auteurs insistent est la salinité. Selon GILLES, les limites de tolérance de l'espèce se situent entre 6 et 60 ‰. En Casamance, la mortalité est élevée, de l'ordre de 50 % par an; dans un milieu où la salinité varie de 10 à 40 ‰, la mortalité de *Crassostrea*, près de l'embouchure, serait surtout due à la concurrence d'une autre huître, *Ostrea folium*, et à l'infestation d'une polychète du genre *Polydora*, 60 km plus en amont.

Dans l'estuaire du Tabounsou, en Guinée, où se situent la plupart des travaux décrits par MARZOVA *et al.*, l'âge maximal atteint par les huîtres serait de 11 mois, l'âge moyen de 7-8 mois. Les causes de mortalité citées sont les variations de salinité, l'exposition trop prolongée au soleil, la pression des prédateurs, les atteintes des parasites. Des disparitions massives ont lieu en fin de saison pluvieuse, notamment chez les plus grosses huîtres qui appartiennent à la cohorte de l'année précédente.

En Sierra Leone, KAMARA observe des mortalités élevées en saison des pluies, de même que HUNTER selon lequel elles seraient plus fortes en estuaire ouvert que dans les baies; ce qui donne à penser que

la disparition des huîtres ne serait pas liée directement à la baisse de salinité mais plutôt à la forte turbulence et à la violence des courants à cette période, cause d'une turbidité défavorable, le trop grand nombre de particules minérales en suspension venant inhiber les mécanismes de l'alimentation.

Dans la zone portuaire de Lagos étudiée par SANDISON (fig. 30), seulement 17 % des huîtres survivent au bout d'un mois, 5 % au bout de deux mois, la population étant totalement décimée à l'issue de la saison des pluies. Les mêmes raisons qu'en Sierra Leone peuvent être invoquées, dans un secteur lagunaire où existent de forts courants d'entrée et de sortie, notamment en saison humide. Dans ces conditions, le renouvellement de cette population ne peut s'expliquer que par des arrivées de naissain en provenance d'autres régions de la lagune, en particulier des bras lagunaires (*creeks*) où les conditions hydrologiques sont plus stables et les populations de *Crassostrea* pérennes.

Les expériences de SANDISON sur les durées de survie de *Crassostrea* dans des conditions de salinité comprises entre 0 et 30 ‰, à 25-26 °C, en milieu aéré, l'eau étant régulièrement renouvelée, montrent que ces durées sont nettement plus longues de 0 à 15 ‰, et surtout de 6 à 15 ‰, que de 18 à 30 ‰.

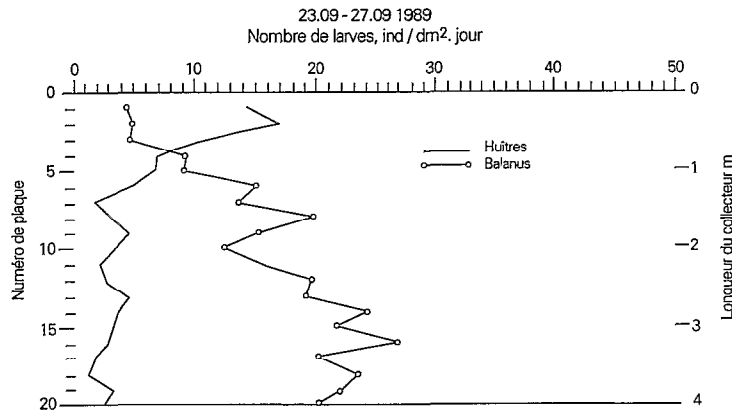


FIG. 31. — Répartition verticale des huîtres et des balanes sur les collecteurs en baie de Tabounsou; observations en septembre 1989 (tiré de MAROZOVA *et al.*, 1991).

*Vertical distribution of oysters and barnacles on the collectors in the Tabounsou estuary (September 1989).*

De nombreux organismes entrent en compétition avec les huîtres pour occuper les substrats disponibles ou constituent des salissures qui viennent se fixer sur les valves, gêner les processus biotiques (filtration), ou accaparer une part de nourriture.

On a déjà vu qu'à l'embouchure de la Casamance *Crassostrea* est supplanté et remplacé par *Ostrea folium* au cours de la saison des pluies, GILLES signalant également à cette époque (août-octobre), la concurrence de bryozoaires, d'algues, d'éponges, puis en novembre l'apparition d'algues filamenteuses, en décembre-janvier de balanes, enfin en février d'algues encroûtantes et d'autres éponges.

En Guinée (MAROZOVA *et al.*), les hydriaires, bryozoaires et ascidies peuvent venir se fixer sur les valves même de l'huître mais c'est surtout le cirripède *Balanus tintinnabulus* qui entre en compétition avec *Crassostrea* pour la place et la nourriture disponibles; une zonation a cependant tendance à s'établir avec un niveau supérieur à cirripèdes et un niveau inférieur à huîtres (fig. 31).

KAMARA, en Sierra Leone, mentionne des salissures non saisonnières qui ont cependant un développement maximal de décembre à avril, c'est le cas de *Balanus rhizophorae* (cirripède), *Membranipora annae* (bryzoaire), et des salissures saisonnières, présentes d'octobre à mars (hydroïdes, anémones, algues vertes et rouges, ainsi que le bivalve *Brachyodontes puniceus*). Dans le même secteur, HUNTER cite comme concurrents de *Crassostrea* le serpule *Ficopomatus uschakovi* et des cirripèdes du genre *Chthamalus* et surtout *Balanus* en février-mars.

En lagune de Lagos, SANDISON et HILL décrivent une zonation verticale (fig. 3) avec, de haut en bas,

les cirripèdes (*Chthamalus* et *Balanus*), les huîtres, enfin les serpules (*Ficopomatus*).

Les prédateurs les plus souvent cités sont les gastropodes du genre *Thais* (HUNTER, MAROZOVA *et al.*). Plusieurs types de parasites ont été dénombrés (MAROZOVA *et al.*), des protozoaires (Mixosporidies), des vers trématodes et nématodes, ainsi que des commensaux (turbellariés, polychètes, brachyours). Certains organismes perforent les coquilles, comme les éponges du genre *Cliona* et les polychètes du genre *Polydora* (HUNTER), ces derniers pouvant, selon GILLES, être à l'origine de mortalités. AKPAN étudie au Nigeria l'action érosive de cyanobactéries photosynthétiques endolithes sur les coquilles d'huîtres dont 94 % sont contaminées; des gastropodes herbivores sont susceptibles, en nettoyant la surface des cyanobactéries encroûtantes, de favoriser l'action des organismes foreurs.

### 3.2.3. *Iphigenia truncata*

Les travaux de YOLOYE (1977), de OYENEGAN et BOLUFAWI (1986), de OYENEGAN (1989) donnent des informations sur ce Donacidae (fig. 32), fort commun

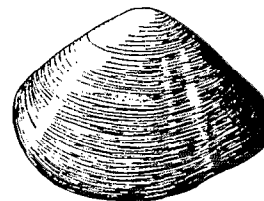


FIG. 32. — *Iphigenia truncata* (tiré de NICKLES, 1950).

en lagune de Lagos où il représenterait, selon FAGADE (1969), un élément important de l'alimentation de poissons démersaux comme *Gerres* et *Tilapia*.

Sur le plan de l'anatomie (YOLOYE), *Iphigenia truncata* a la particularité de posséder deux siphons longs, étroits, séparés, le siphon exhalant étant le plus long; d'après la position du siphon inhalant qui est toujours érigé et non pas allongé sur le fond comme chez les Tellinidae, l'espèce est à ranger dans la catégorie des filtreurs, qui prélèvent les particules en suspension; l'estomac est d'ailleurs de type filtreur comme chez *Mya* et non dépositif comme chez *Tellina*.

*Iphigenia* peuple, toujours d'après YOLOYE, les eaux calmes et peu salées de la lagune de Lagos et est absente des zones à fort courant et de celles où la salinité est supérieure à 10 ‰ toute l'année, de même qu'elle évite les eaux continentales. On la rencontre sur des fonds sableux à vaso-sableux. La reproduction a lieu en saison sèche (novembre à mars); on observe à cette époque de nombreuses larves à divers stades de développement dans la cavité palléale qui joue le rôle de chambre à couver. Les larves sont lâchées à un stade avancé et passent peu de temps dans le plancton.

À partir de leurs observations de terrain, OYENÉKAN et BOLUFAWI tirent la conclusion que *Iphigenia* préfère les dépôts de sables vaseux peu profonds et en mode calme (courants < 1 nœud); sur un tel sédiment, ils dénombrent des densités de 350/m<sup>2</sup> en début de saison des pluies (mai-juin), qui passent à 20-30/m<sup>2</sup> d'août à octobre, la population disparaissant en saison sèche quand la salinité dépasse 23 ‰. L'espèce est absente dans les sédiments trop vaseux ou trop grossiers de la lagune, de même qu'au milieu du port de Lagos, où la nature du substrat conviendrait, mais où les courants sont trop violents et la salinité à marée haute toujours supérieure à 27 ‰. Dans les années soixante-dix, on rencontrait (OYENÉKAN, 1975) ce bivalve dans le nord de la lagune, sur des sables moyens légèrement envasés, mais ces populations n'ont pas été retrouvées en 1982-1983, le sédiment étant devenu trop grossier, conséquence de l'érosion des berges.

Au laboratoire, on constate que *Iphigenia truncata* pénètre profondément dans un sable fin légèrement envasé (16 cm au bout de 8 h); le mollusque utilise son pied pour fouir et maintient toujours ses siphons au-dessus du substrat; il a beaucoup plus de difficulté à s'enfoncer dans une vase ou un sable grossier. Des expériences de survie dans des eaux de salinité variable montrent qu'il n'y a pratiquement pas de mortalité à 15 ‰ de salinité; la survie est de 8 semaines à 20 ‰, d'une quinzaine de jours à 25 ‰, d'une semaine à 30 ‰, de deux jours seulement à 35 ‰. En milieu naturel, *Iphigenia* n'est vraiment



FIG. 33. — *Corbula trigona*  
a. (tiré de NICKLÈS, 1950); b. (tiré de EDMUNDS, 1978).

abondante que là où la salinité reste dans les limites 10-20 ‰; l'espèce apparaît donc sténohaline et se situe dans une plage de salinités analogue à celle qui convient également à *Pachymelania aurita*; les deux mollusques appartiennent effectivement à la même communauté benthique, parmi les cinq mises en évidence par OYENÉKAN (1975) en lagune de Lagos.

#### 3.2.4. *Corbula trigona*

On possède des connaissances assez étendues sur *Corbula trigona* (fig. 33 a et b) à la suite des recherches de GOMEZ (1978, 1983) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) et surtout de MASLIN (1983, 1986a, 1986b, 1989), MASLIN et BOUVET (1986, 1988), MASLIN et LEVET (1992), MASLIN et PATTEE (1989) dans le lac Ahémé au Bénin. Dans ces deux milieux, *Corbula* forme des populations denses qui constituent la source alimentaire principale de poissons d'intérêt économique comme le cichlidé *Tylochromis jentinki*, les mâchoirons *Chrysichthys nigrodigitatus* et *Chrysichthys maurus*, le Carangidé *Trachinotus teraia* (ALBARET, sous presse).

Ce petit lamellibranche est, selon GOMEZ, réparti dans toute la lagune Ébrié, sur fonds sableux ou sablo-vaseux, dans quelques centimètres d'eau et jusqu'à une dizaine de mètres de profondeur. Dans la zone proche du canal de Vridi qui fait communiquer la lagune avec la mer, l'espèce disparaît en saison sèche, quand la salinité atteint 20 ‰.

Les populations de *Corbula trigona* peuvent, quand elles trouvent les conditions les plus favorables (sables légèrement vaseux vers 1 m de profondeur, salinité variant de 1 à 6 ‰, former des concentrations énormes; on observe à l'île Leydet des bancs dont la densité peut atteindre 125 000 individus/m<sup>2</sup>). C'est précisément sur ce type de banc que GOMEZ a mené son étude.

En lagune Ébrié, il semble n'y avoir qu'une cohorte annuelle (fig. 34 a) qui s'installe sur les fonds en janvier (longueur modale 4,5 mm) pour disparaître presque complètement en novembre (longueur

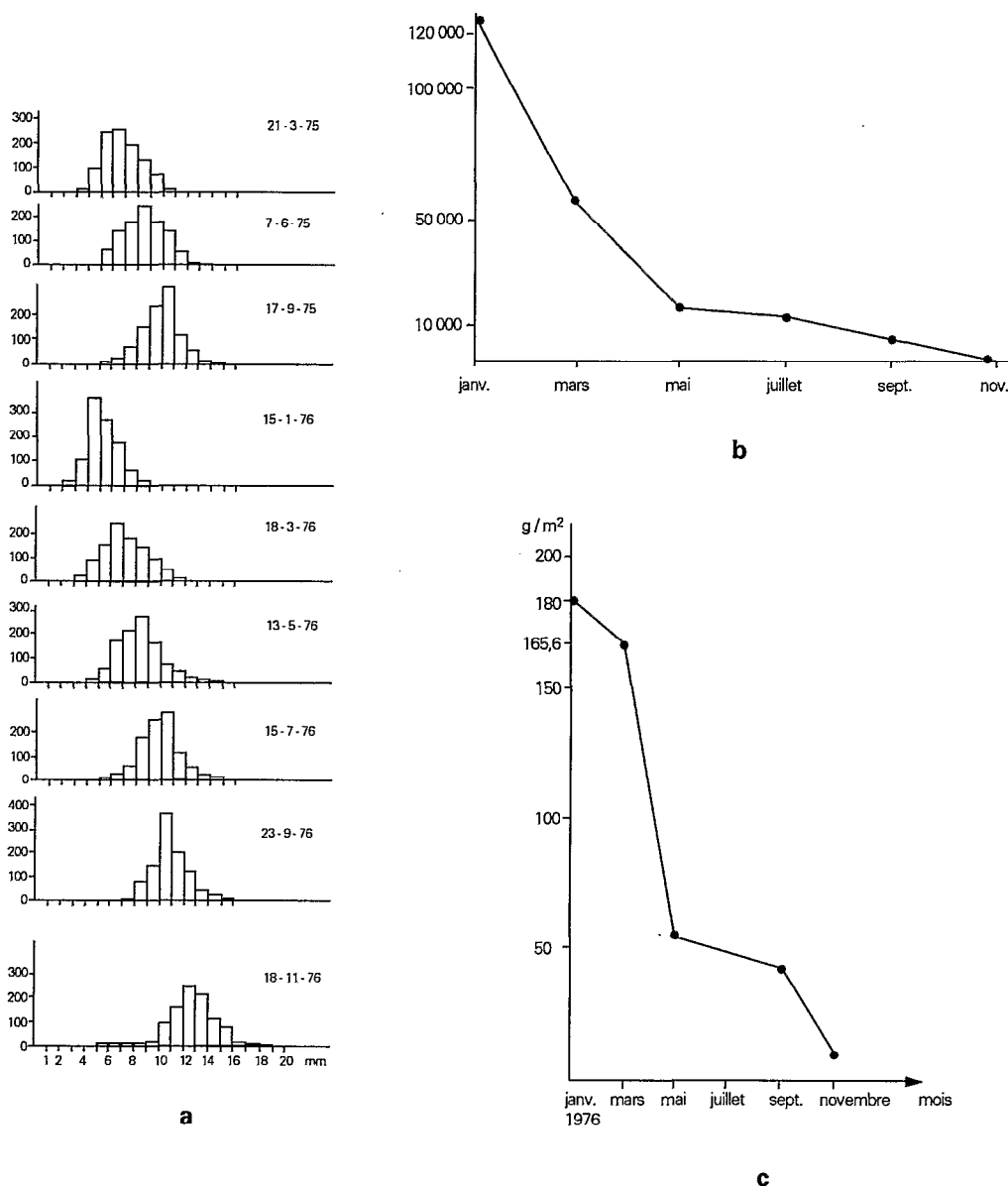


FIG. 34. — a. Évolution des classes de taille de *Corbula trigona* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire) de mars 1975 à novembre 1976; b. évolution des densités au point d'observation (île Leydet) en 1976; c. évolution des biomasses en 1976 (tiré de GOMEZ, 1978). *Corbula trigona*, a. size frequency histograms in Ebrié lagoon (Côte-d'Ivoire), data between March 1975 and November 1976; b. densities at the sampling site in Ebrié lagoon (Leydet island) during 1976; biomass values (decalcified dry weight) at the sampling site in 1976.

modale 12,5 mm). La croissance des *Corbula* s'interrompt de juillet à septembre, c'est-à-dire après la saison des pluies. L'auteur invoque, pour expliquer ce phénomène, la baisse de température (de 30 à 26 °C), de salinité (de 4-6 à 3 ‰), d'oxygène (de 8 à 4 ml/l), de PO<sub>4</sub> (de 1,5 µatg/l à pratiquement 0). Selon GOMEZ, les larves apparaîtraient dans le plan-

ton entre septembre et novembre et y séjourneraient deux mois. De janvier à novembre 1976, les effectifs dans le sédiment passent de 125 000 à 763 (fig. 34 b), la biomasse (poids sec des parties molles plus la conchioline) de 182,25 g/m<sup>2</sup> à 10,85 g/m<sup>2</sup> (fig. 34 c). La production annuelle est évaluée à 358,71 g/m<sup>2</sup>/an, ce qui, compte tenu d'une biomasse moyenne de

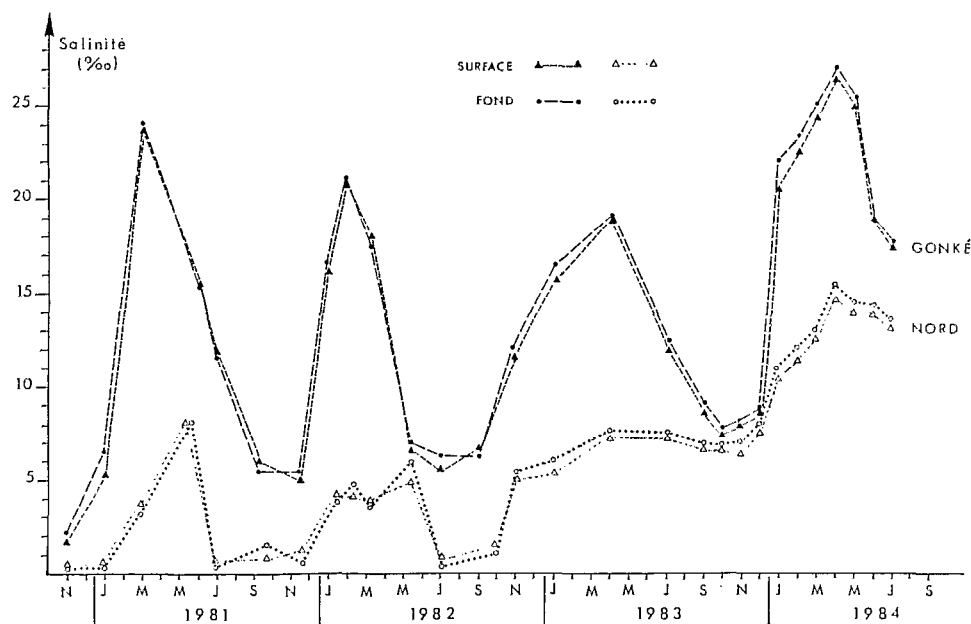


FIG. 35. — Fluctuation de la salinité au nord et au sud du lac Ahémé (Bénin) de novembre 1980 à juillet 1984 (tiré de MASLIN, 1986).

Surface and bottom water salinities fluctuations in the north and in the south of the Ahémé lake (Benin) between November 1980 and July 1984.

84,15 g/m<sup>2</sup>, donne un P/B de 4,26; cette valeur est élevée, mais du même ordre de grandeur que celles mesurées chez d'autres bivalves dont la population se renouvelle annuellement et ne comporte pas d'individus âgés.

Les recherches menées par MASLIN sur les *Corbula trigona* du lac Ahémé sont plus détaillées et plus complètes. Elles intéressent la période 1980-1984 et comportent des observations et expériences de terrain, ainsi que des expérimentations d'écophysiologie en laboratoire.

*Corbula* est présent sur tout le lac, bien qu'un gradient de salinité décroissant existe du sud au nord, et sur tous les types de fonds, les densités les plus fortes étant cependant rencontrées sur les sables à faible taux de carbone organique.

La démographie de l'espèce évolue du sud au nord en même temps que le régime hydrologique, marqué par une atténuation des écarts de salinité (fig. 35) du sud au nord entre les saisons sèche (novembre-avril) et humide (mai-octobre). Ainsi, au sud, les peuplements ont un mode de reproduction nettement saisonnier centré sur la saison des pluies, tandis qu'au nord la reproduction est continue tout au long de l'année, avec cependant un maximum de recrutement en saison humide.

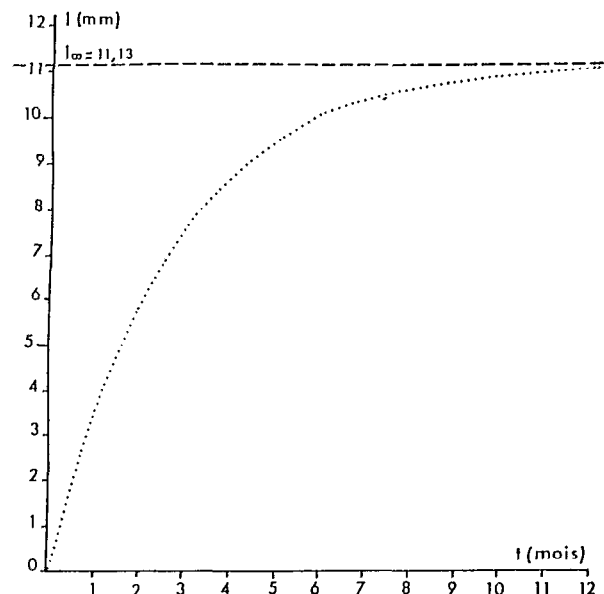
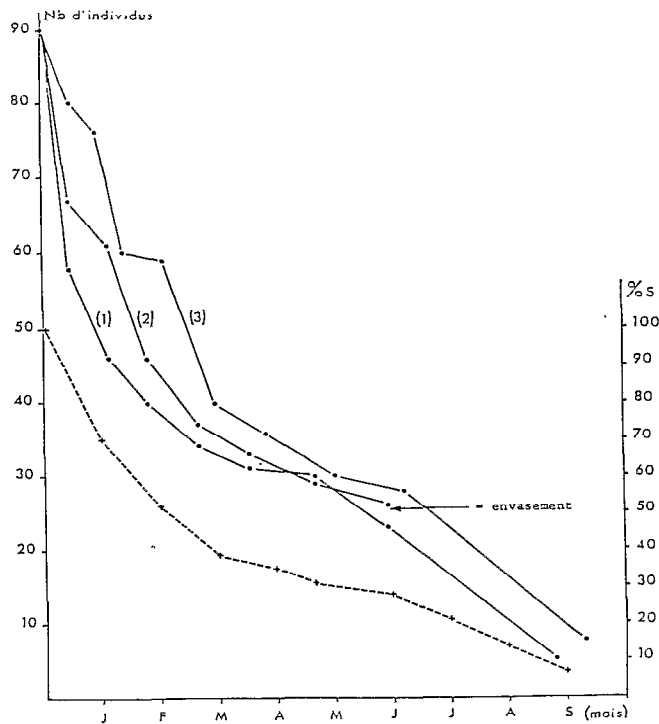


FIG. 36. — *Corbula trigona*  
Modèle théorique de croissance dans le lac Ahémé (tiré de MASLIN, 1986).

Growth theoretical model in Ahémé lake.



FIG. 37. — *Corbula trigona*

Courbes de survie (trait plein) en fonction du temps des trois lots mis en élevage à Bopa (lac Ahémé) en 1982; le tracé en tiretées représente la courbe moyenne, en pourcentage (tiré de MASLIN, 1983).

Survival curves (full line) as a function of the time in three samples reared in Bopa (Ahémé Lake) during 1982, and mean survival curve, in percent (broken line).

La croissance (fig. 36) est élevée sur l'ensemble du lac et la longévité est d'un peu plus d'un an. L'action inhibitrice de la saison sèche sur la croissance est progressive et s'amplifie du nord au sud, pouvant conduire à des taux d'accroissement en taille nuls dans les stations les plus méridionales alors qu'il n'y a pas de différence significative au nord. On peut évaluer à 15-20 ‰ le taux de salinité induisant le ralentissement ou la stagnation de la croissance.

Les mortalités sont fortes au total dans le sud en saison sèche (salinité élevée), frappant de la même façon toute les classes d'âge et paraissant indépendantes de la densité; la longévité est réduite (0,7 an). Les quelques individus résistant aux perturbations saisonnières voient leur durée de vie allongée jusqu'à la saison des pluies suivante pour avoir l'opportunité de se reproduire avec le plus de succès possible en une seule fois, d'où une longévité augmentée (jusqu'à 1,8 an) et l'aspect unimodal des structures des peuplements méridionaux.

Au nord, la mortalité est élevée chez les jeunes (fig. 37) et dépendante de la salinité. La croissance, ne s'arrêtant pas en saison sèche, permet à plusieurs

classes d'âge de se reproduire, d'où un étalement de la reproduction et un aspect bi- ou plurimodal des histogrammes de fréquence de tailles.

Des expériences menées sur la tolérance à la salinité et les adaptations à la consommation d'oxygène chez *Corbula*, l'auteur tire les conclusions suivantes : l'espèce peut vivre dans une gamme de salinités de 0,5 à 30 ‰ et donc être qualifiée d'euryhaline. Une certaine différence a cependant été relevée entre les populations du nord et du sud du point de vue de l'acclimatation aux fluctuations de salinité, celles du nord acceptant des écarts entre 0,35 et 22 ‰, celles du sud entre 1 et 28,5 ‰, ce qui traduit une certaine adaptation au milieu. Ce résultat ne permet pas d'expliquer entièrement le phénomène de forte mortalité au sud qui se produit régulièrement en saison sèche, même si les salinités maximales peuvent dépasser 25 ‰ pendant de longues périodes.

Le seuil létal d'O<sub>2</sub> dissous (0,22 mg/l) est rarement atteint en milieu naturel, sauf cependant dans la partie méridionale du lac, en saison sèche, où des valeurs de moins de 0,5 mg/l ont été relevées au cours du cycle nycthémeral, d'où une possible action

de la teneur en  $O_2$  dissous venant renforcer celle de la salinité dans les phénomènes de mortalités observés. Face aux variations de teneur en  $O_2$ , les *Corbula* du lac Ahémé peuvent régler le niveau de leur respiration, la réduisant ou l'augmentant.

Les densités moyennes de ce bivalve dans le lac Ahémé sont relativement importantes (1000 à 2000/m<sup>2</sup>) et peuvent devenir élevées en période de recrutement (jusqu'à 11000/m<sup>2</sup> au sud). Les biomasses annuelles moyennes des parties molles

varient, en poids sec, de 5,5 à 9,0 g/m<sup>2</sup>, les productions annuelles de 9,7 à 24,3 g/m<sup>2</sup> (années 1981-1982), le rapport P/B de 1,6 à 3,2.

La part de la matrice organique des coquilles (conchioline) a été calculée et représente 40 % de la production qu'il faut donc ajouter aux chiffres précédents. On constate que, globalement, biomasse et production décroissent du nord au sud mais qu'il existe des variations interannuelles importantes, surtout au sud (fig. 38 a et b). Sur les trois années d'observation, de 1981-1982 à 1983-1984, on obtient ainsi respectivement des chiffres de production annuelle organique totale (conchioline comprise) : au nord 41,8; 39,3; 20,5; au sud 25,3; 7,7; 102,2 g/m<sup>2</sup>.

Au total, sur une période de trois ans, la production moyenne est de 42 g/m<sup>2</sup>/an (23 g de production somatique plus 19 g de conchioline), avec un P/B moyen de 3,03.

En généralisant ces chiffres à l'ensemble du lac (8500 ha) et en tenant compte de la répartition des corbules sur les différents types de fonds, l'auteur avance les chiffres suivants :

- production totale = 3500 t (p sec/an);
- production somatique = 2000 t (p sec/an);
- production organique des coquilles = 1500 t (p sec/an);
- production des valves = 53 000 t (p sec/an).

Ces valeurs traduisent la place importante de ce petit mollusque dans le cycle de la matière et le transfert d'énergie dans le lac Ahémé. Cependant, les mesures de consommation d'oxygène mettent en évidence que l'énergie mise en jeu par le bivalve pour produire de la matière organique ne présente que 20 % de la dépense énergétique totale. Le coût énergétique payé par l'espèce pour se maintenir dans un milieu aussi variable est donc élevé.

### 3.2.5. Les tarets

Ces organismes, qui peuvent causer des dégâts irréparables aux coques de bois des navires et aux structures construites dans le même matériau qui viennent au contact de l'eau (pontons, jetées...), ont été parmi les premiers à faire l'objet de recherches. On trouve ainsi dans MOLL et ROCH (1937) une mise

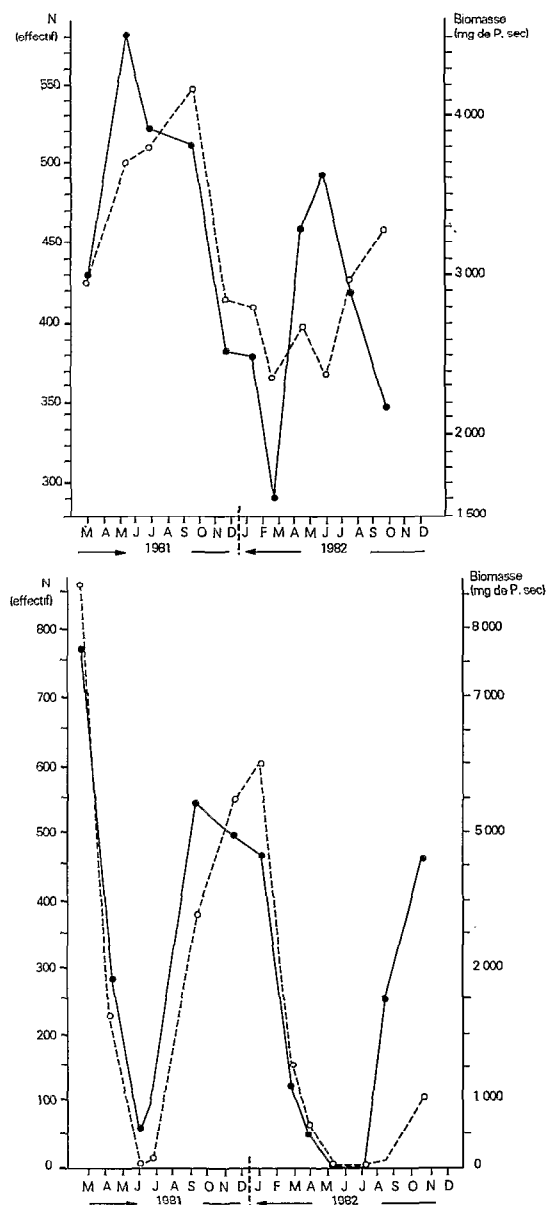


FIG. 38. — a. Variations de la densité (effectifs pour 10 prélèvements, soit 0,34 m<sup>2</sup>) et de la biomasse (mg de poids sec pour 10 prélèvements) dans la population de *Corbula trigona* à la station septentrionale du lac Ahémé; b. même légende, station Gonké au sud du lac (tiré de MASLIN, 1983).

a. variations of density (number of specimens for 10 samples, that is for 0,34 m<sup>2</sup>) and biomass values (mg dry weight/10 samples) in *Corbula trigona* population, site sample in the north of Ahémé Lake; b. same, Gonké site in the south of the lake.

au point systématique sur la quinzaine d'espèces connues de la côte occidentale d'Afrique ainsi que des indications sur leur répartition géographique.

La synthèse de MONOD *et al.* (1952) sur les Xylophages et Pétricoles ouest-africains réserve une large place aux Teredinae; les espèces sont décrites de façon détaillée, leur classification discutée, leur répartition précisée. La faune associée aux bois perforés est répertoriée: polychètes, nombreux crustacés (harpacticoides, cirripèdes, tanaïdacs, isopodes, amphipodes, décapodes), pycnogonides, mollusques, ascidies. Les méthodes de protection des bois immergés sont mentionnées.

De 1951 à 1967, de nombreux travaux sont publiés par RANCUREL sur les taretts des lagunes ivoiriennes. Ils ne sont pas cités ici car on en trouvera la liste dans la thèse parue en 1971 où figure l'ensemble des connaissances acquises sur le sujet. En voici les principaux résultats.

Trois espèces occupent les principaux biotopes des systèmes lagunaires de Côte-d'Ivoire (et du golfe de Guinée): *Teredo petiti*, *Teredo adami*, *Bankia bagidaensis*. La première est installée sur toute l'étendue des lagunes ivoiriennes, avec une diminution d'abondance dans les fonds de lagune ou les baies fermées à faible renouvellement d'eau, et remonte les fleuves et rivières sur plusieurs kilomètres; ce taret peut, en effet, survivre plusieurs mois en eau complètement douce. La présence de *Teredo adami* est liée à l'existence d'une mangrove découvrant à marée basse et à la présence d'une eau de salinité relativement élevée. Quant à *Bankia bagidaensis* elle exige d'assez fortes salinités et est donc limitée aux zones lagunaires soumise directement à l'influence de la mer.

Chez *Teredo petiti*, on observe la fixation de larves sur les bois pour des salinités comprises entre 0,2 et 15 ‰, tandis que chez *Bankia bagidaensis* la gamme de salinité favorable va de 10 à 30 ‰. Dans ces plages respectives de valeurs, toute variation de salinité, même de faible amplitude chez la première espèce, a pour conséquence une prolifération de larves.

L'expérience montre que les larves de *Teredo petiti* s'installent surtout quand les supports sont exposés à une lumière du jour normale près de la surface; la fixation reste notable sous une lumière atténuée par une couche d'eau de 80 cm. L'obscurité et une lumière trop vive sont défavorables.

Une grande partie du travail est consacrée à l'étude morphologique et anatomique fine de *Teredo petiti* et *Teredo adami*, des parties calcaires (tube, palette, valves), et molles (manteau et siphons, systèmes circulatoire, digestif, nerveux, excréteur, reproducteur). Une liste des parasites et symbiontes observés (crustacés, nématodes, trématodes, protozoaires, bactéries) complète l'ensemble des observations.

#### 4. LES ÉCHINODERMES

Les Échinodermes ne pénètrent pratiquement pas dans les estuaires et les lagunes. Les espèces les plus tolérantes à la dessalure seraient, selon LONGHURST (1958), l'astérie *Astropecten michaelsoni*, l'ophiure *Acrocorda semisquamula*, l'holothurie *Rhopalodina lageniformis*.

Dans ces conditions, il est curieux de constater, d'après POWELL et CLARK (1986), l'installation de l'oursin indo-pacifique *Temnopleurus toreumatichus* dans l'estuaire de la rivière Bonny (delta du Niger). La première apparition de cet échinide remonte à 1981; il pénètre aujourd'hui dans l'estuaire jusqu'à Okrika où la salinité est de 20 ‰. C'est un animal de régime alimentaire nécrophage rencontré le plus souvent sur les sédiments meubles de l'intertidal inférieur, mais capable de grimper également aux piliers des jetées et aux piquets des barrages de pêche. *Temnopleurus* constitue ainsi, dans le bas estuaire, une nuisance pour la pêche artisanale, dévorant les appâts des lignes dormantes, s'attaquant aux poissons pris dans les mailles des filets, causant des dégâts à ces mêmes filets en les emmêlant. Son abondance par petits fonds rend dangereuses des opérations comme la pêche à la senne de plage, les épines blessant les mains et les pieds des pêcheurs. On suppose cette fois encore que l'introduction de l'oursin a eu lieu sous la forme de larves dans l'eau de ballast des pétroliers.

#### 5. LES CÉPHALOCORDÉS

Une espèce de ce groupe est récoltée dans les lagunes du Nigeria. Il s'agit de *Branchiostoma nigeriense*, étudié par WEBB (1958), WEBB et HILL (1958).

Présentes en mer dans les sédiments proches du débouché de la lagune de Lagos, les populations de *Branchiostoma nigeriense* se rencontrent sur les fonds sableux de cette lagune et de la zone portuaire en saison sèche, de janvier à juin, au moment où la salinité est suffisamment élevée (fig. 39). En effet, le seuil de survie le plus bas pour la larve et l'adulte est de 13 ‰, le seuil le plus élevé étant, pour l'adulte, de 58,9 ‰. Des expérimentations ont montré que les adultes supportent des écarts diurnes de salinité dans une gamme de 14,5 à 31 ‰. La salinité de 20 ‰ apparaît constituer un point critique: tout passage à ce point, qu'il s'agisse d'une hausse ou d'une baisse, entraîne un arrêt prolongé du battement ciliaire. Et, de fait, on constate en milieu naturel que, là où la salinité est forte (25 ‰) et très variable, la croissance est plus faible que sur les fonds où la salinité est stable et inférieure à 20 ‰,

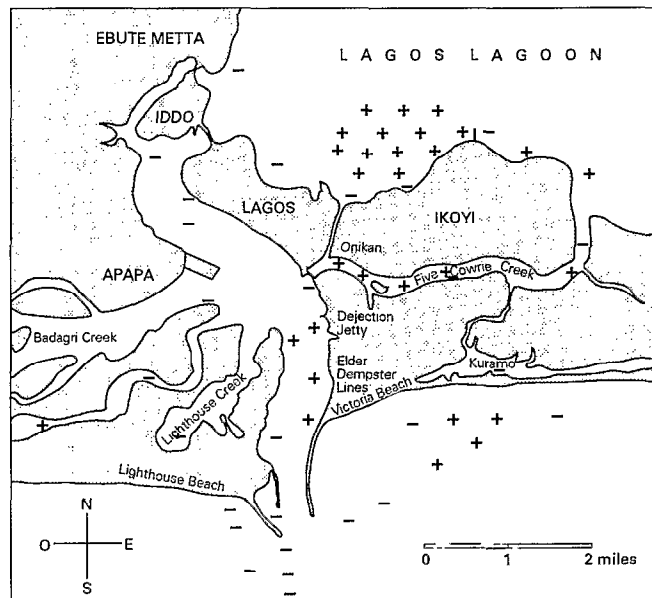


FIG. 39. — Répartition de *Branchiostoma nigeriense* dans la région de Lagos : (+) désigne la présence et (-) l'absence de l'espèce dans les récoltes (tiré de WEBB, 1958).

The distribution of *Branchiostoma nigeriense* in Lagos lagoon and Lagos Harbour; (+) means the presence and (-) the absence of the lancelet in the samples.

l'alimentation étant assurée par ces battements ciliaires.

La gamme de températures admises par les larves et les adultes se situe entre 12 et 37 °C. Chez les larves, la nage est particulièrement active à 24 °C; le rythme se ralentit quand la température baisse, l'immobilité et l'insensibilité étant atteintes à 12 °C; si l'on réchauffe l'eau jusqu'à 30 °C, la larve ne reprend vie qu'à partir de 22 °C. Chez l'adulte, il faut descendre à 13 °C pour que la nage cesse; elle reprend quand on revient à 17 °C. Au-dessus de 30 °C, rythme de nage et sensibilité au toucher augmentent jusqu'à 37 °C; au-delà, l'inactivité apparaît, la mort survenant à 39 °C.

On constate la présence de larves dans le plancton portuaire de mi-septembre à mi-juin avec deux pics d'abondance en novembre-décembre et mars-avril; il y a donc deux pontes, celle d'automne issue de la population marine, celle de printemps de la population lagunaire. La métamorphose peut intervenir au bout de 75 jours de vie larvaire, ou alors être retardée, sans qu'on en comprenne clairement la raison, la vie larvaire maximale pouvant être de 140 jours.

La morphologie des larves les amène à toujours nager vers le haut alors qu'au repos elles ont tendance à couler. L'expérience a montré que, dans une eau à 24 °C qui stimule la nage, avec un gradient de salinité augmentant avec la profondeur, la larve

nage et monte jusqu'à atteindre une couche à 20 ‰ où elle s'arrête. Devenue immobile, elle coule jusqu'à un niveau où la salinité est supérieure à 25 ‰; elle redevient alors active et entreprend de remonter. Ce comportement natatoire, réglé par la température et la salinité, restreint la distribution verticale des larves à des eaux de salinité supérieure à 20 ‰ et de température au-dessus de 24 °C (fig. 40).

En lagune, la croissance des adultes (fig. 41) est plus rapide en avril-mai que de janvier à mars du fait d'une forte production planctonique liée au flux d'eau des rivières en début de saison des pluies. Le taux de croissance des amphioxus est, par ailleurs, beaucoup plus rapide en lagune qu'en mer, la médiocre fertilité océanique étant sans doute en relation avec la présence du cordon littoral qui empêche l'eau des rivières d'arriver à la mer sur une grande étendue de côte.

La distribution de *Branchiostoma nigeriense* dans la région de Lagos coïncide avec celle de sables non perturbés par l'action des vagues, dont le pourcentage de grains fins (< 0,2 mm) n'excède pas 25 %, le taux de lutites étant inférieur à 1,5 %. Des expériences ont montré que l'espèce marque une préférence pour une taille de grains comprise entre 0,3 et 0,2 mm et ne peut tolérer un sédiment plus fin; par ailleurs, aucun sable calibré n'offre un milieu entièrement satisfaisant à ce céphalocordé qui est plus

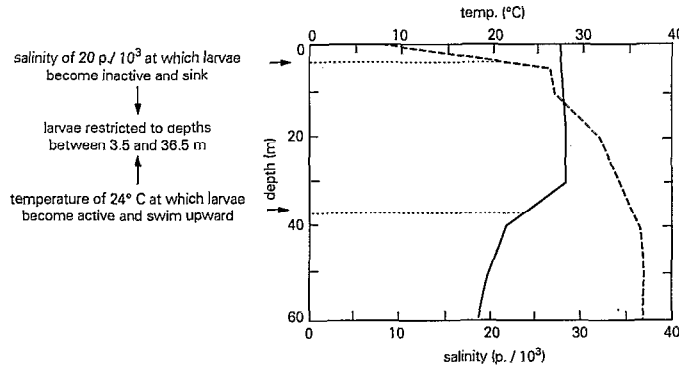


FIG. 40. — Courbes de la salinité (en tireté) et de la température (en trait plein) sur la côte du Nigeria en fonction de la profondeur (situation en saison des pluies), déterminant la tranche d'eau à laquelle les larves de *Branchiostoma nigeriense* sont restreintes (tiré de WEBB et HILL, 1958).

Changes of salinity (broken line) and temperature (full line) with depth off the Nigeria coast and the water layer to which lancelets larvae are restricted.

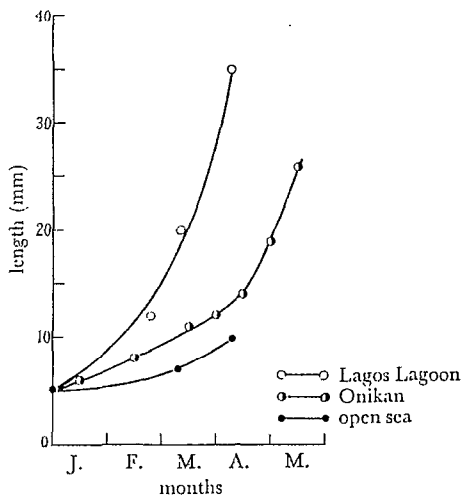


FIG. 41. — Différences de croissance de *Branchiostoma nigeriense* adulte, respectivement en lagune de Lagos, à Onikan (localité au bord de Five Cowrie Creek, voir fig. 39) et en mer (tiré de WEBB, 1958).

Difference in rate of growth of *Branchiostoma nigeriense* adult in Lagos lagoon, at Onikan (locality near Five Cowrie Creek, see fig. 39), and in the open sea.

abondant sur des sables hétérogènes. La présence de grains anguleux n'est pas favorable, de même que celle de matière organique décomposée; en revanche, *Branchiostoma nigeriense* recherche les sables où la microfaune interstitielle est abondante.

La position des amphioxus sur le fond dépend de la nature du sédiment (fig. 42); ils s'enfouissent complètement dans les sables grossiers dénués de particules fines; dans les sables moyens hétérogènes,

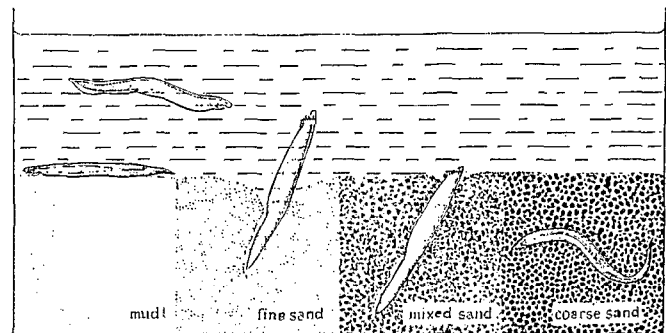


FIG. 42. — Comportement de *Branchiostoma nigeriense* dans des sédiments de granulométrie différente (tiré de WEBB et HILL, 1958).

The behaviour of lancelets in deposits of different particle size.

ils tendent à se tenir le corps vertical avec l'orifice oral à la surface; sur sables fins l'animal se tient aussi en position verticale au fond d'une dépression en entonnoir, mais avec seulement la moitié distale enfoncée dans le sédiment; sur la vase, *Branchiostoma nigeriense* demeure à la surface du sédiment.

La population lagunaire est donc issue, chaque année, de la reproduction de la population marine, d'août à octobre; les larves peuvent survivre en lagune quand la salinité devient supérieure à 13 ‰, se métamorphosant et venant peupler les fonds sableux lagunaires en janvier. La croissance des juvéniles est rapide; la maturité est atteinte en mars, ce qui permet, en mars-avril, l'émission de larves dans le plancton. Fin mai-début juin, la baisse de salinité au-dessous de 13 ‰ aboutit à la disparition de la population lagunaire, le cycle reprenant à l'automne suivant.

## REMERCIEMENTS

De nombreuses illustrations publiées dans cet article le sont avec l'aimable autorisation des organisations, instituts de recherche, sociétés savantes, sociétés d'édition qui en détiennent le copyright et sont mentionnées dans la liste suivante :

- Academy of Natural Sciences, Philadelphie (*Malacologia*), figures 17c et 18 ;  
 Éditions Blackwell Scientific Publications Ltd, Oxford (*Journal of Animal Ecology*), figures 2, 3, 4, 5 et 9 ;  
 Éditions Ghana Universities Press, Accra, figures 17 (a et b), 19d, 22 (b et d), 23b, 27b, 33b ;  
 Éditions Lechevalier, Paris, figures 19 (a, b, c, e), 22 (a et c), 23a, 27a, 32, 33a ;  
 Éditions Schweizerbart'sche, Stuttgart (*Archiv für Hydrobiologie*), figures 20 et 21 ;  
 Éditions Springer, Heidelberg (*Marine Biology*), figure 26 (a et b) ;  
 Institut fondamental d'Afrique noire, Dakar (*Mémoires de l'Ifan*), figures 10 et 11 ;  
 Institut royal de sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, figures 12, 13 et 14 ;  
 Malacological Society, Londres (*Journal of Molluscan Studies*), figure 24 (a et b) ;  
 Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren (*Annales du Musée royal de l'Afrique centrale*), figures 6 (a, b, c et d), 7 (a et b), 8 (a et b) ;  
 Netherlands Institute for Sea Research, Texel (*Netherlands Journal of Sea Research*), figures 23c et 25 (a, b, c) ;  
 Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), Rome, figure 15 ;  
 Organisation des nations unies pour l'éducation, la science et la culture (Unesco), Paris, figures 28 (a, b, c) et 31 ;  
 Royal Society, Londres (*Philosophical Transactions*), figures 30, 39, 40, 41 et 42.

Nous les en remercions, de même que les Docteurs M. GOMEZ, de l'Université nationale de Côte-d'Ivoire, Abidjan, et J.-L. MASLIN, de l'université Claude-Bernard-Lyon I, qui nous ont permis de reproduire les figures de leurs thèses, correspondant respectivement dans ce travail aux numéros 34 (a, b, c) d'une part, 35, 36, 37, 38 (a et b) d'autre part.

*Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 10 septembre 1992*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADEGOKE (O. S.), DESSAUVAGIE (T. F. S.), YOLOYE (V. L. A.), 1969a. — Biology and population dynamics of two sympatric species of *Neritina* from southern Nigeria. *Malacologia*, 9 (1) : 47-51.
- ADEGOKE (O. S.), DESSAUVAGIE (T. F. S.), YOLOYE (V. L. A.), 1969b. — Hemisphaerammina-like egg capsules of *Neritina* from Nigeria. *Micropaleontology*, 15 (1) : 102-106.
- AFINOWI (M. A.), 1976. — The biology of *Anadara senilis* and *Gryphaea* (*Crassostrea*) *gasar* in west african waters. In : Symposium on aquaculture in Africa, Accra, Ghana, 30/9-2/10/1975. *Fao/Cifa Technical Paper*, 4 (suppl. 1) : 386-400.
- AJAO (E. A.) et FAGADE (S. O.), 1990a. — The ecology of *Neritina glabrata* in Lagos lagoon, Nigeria. *Arch. Hydrobiol.*, 119 (3) : 339-350.
- AJAO (E. A.) et FAGADE (S. O.), 1990b. — The distribution and abundance of *Pachymelania aurita* in Lagos lagoon, Nigeria. *Arch. Hydrobiol.*, 119 (4) : 475-485.
- AJAO (E. A.) et FAGADE (S. O.), 1990c. — Production and population dynamics of *Pachymelania aurita* Müller. *Arch. Hydrobiol.*, 120 (1) : 97-109.
- AKPAN (E. B.), 1990. — Bioerosion of oyster shells in brackish modern mangrove swamps, Nigeria. *Ichnos*, 1 (2) : 125-132.
- ALBARET (J.-J.), *sous presse*. — Les poissons. Biologie et peuplements. In : Dufour (P.), Durand (J.-R.), Guiral (D.), Zabi (S. G. F.) éd. : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. II — Les lagunes tropicales africaines, l'exemple de la lagune Ebrié. Orstom, Paris.
- AMEYAW-AKUMFI (C.), 1987. — Mating in the lagoon crab *Cardisoma armatum* Herklots. *J. Crust. Biol.*, 7 (3) : 433-436.
- AMEYAW-AKUMFI (C.), 1989. — Preliminary observations on seasonal movements of *Cardisoma armatum* Herklots, 1851. *Crustaceana*, 57 (2) : 223-224.
- AUGENER (H.), 1918. — Polychaeta. *Beitz. Zur Kenn. Meeresfauna West Afr.*, 2 (2) : 1-625.
- BINDER (E.), 1957. — Mollusques aquatiques de Côte-d'Ivoire. I — Gastéropodes. *Bull. Ifan*, A, 19 (1) : 97-125.
- BINDER (E.), 1958. — Mollusques aquatiques de Côte-d'Ivoire. II — Lamellibranches. *Bull. Ifan*, A, 20 (1) : 82-89.

- BINDER (E.), 1959. — Anatomie et systématique des Mélanien d'Afrique occidentale (Moll. Gastropoda). *Rev. Suisse Zool.*, 66 : 735-759.
- BINDER (E.), 1968. — Répartition des mollusques dans la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 2 (3-4) : 3-34.
- BINDER (E.), 1977. — Le polymorphisme de la coloration de la coquille chez *Pachymelania aurita* (Müller) (Prosobranchia, Melaniidae). *Haliotis*, 6 : 7-16.
- BLANC (A.), 1962. — Étude de l'huître de palétuvier (*Gryphaea gasar* Adanson). *Mulligr.*, 78 p.
- BOULATOV (K. B.) et BAH (S.), 1987. — Recherches expérimentales sur la culture de l'huître de mangrove *Crassostrea tulipa*. *Rapp. ann. Cerescor Conakry*, 2, Recherches hydrobiologiques.
- BRIAN (A.) et DARTEVELLE (E.), 1949. — Contribution à l'étude des isopodes marins et fluviatiles du Congo. *Ann. Mus. Congo belge, sér. C, Zoologie*, 1 (2) : 77-208.
- CAPART (A.), 1951. — Crustacés Décapodes Brachyours. In : *Expédition Océanographique Belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949), Résultats Scientifiques*, 3 (1) : 11-205.
- CAYRÉ (P.), 1976. — Étude de la moule *Perna perna* et de l'huître *Gryphaea gasar*. Étude des possibilités de conchyliculture en République Populaire du Congo. *Doc. Scient. Centre Orstom Pointe-Noire*, N. S., 45, 21 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.) et HEM (S.), 1981. — Biologie et pêche des crabes du genre *Callinectes* Stimpson, 1860 (Décapodes, Portunidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Résultats préliminaires. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 12 (1) : 95-121.
- CHOUKCHIN (V. D.), DIALLO (M. B.), KEITA (A.), 1984. — Reproduction et cycle sexuel de l'huître de mangrove *C. tulipa*. *Rapp. ann. Cerescor Conakry*, 2, Recherches Hydrobiologiques, p. 201.
- DJANGMAH (J. S.), DAVENPORT (J.), SHUMWAY (S. E.), 1980. — Oxygen consumption of the West African blood clam *Anadara senilis*. *Mar. Biol.*, 56 (3) : 213-217.
- DJANGMAH (J. S.), GABBOTT (P. A.), WOOD (J. E.), 1978. — Physico-chemical characteristics and oxygen-binding properties of the multiple haemoglobins of the blood clam *Anadara senilis* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 60 B : 245-250.
- DJANGMAH (J. S.), SHUMWAY (S. E.), DAVENPORT (J.), 1979. — The effects of fluctuating salinity on the behaviour of the West African blood clam *Anadara senilis* and on the osmotic pressure and ionic concentrations of the haemolymph. *Mar. Biol.*, 50 (3) : 209-213.
- DJANGMAH (J. S.) et WOOD (E. J.), 1977. — Oxygen-binding properties of the multiple haemoglobins of the blood clam *Anadara senilis*. *Biochem. Soc. Trans.*, 5 : 1478-1480.
- EDMUNDS (J.), 1978. — *Sea shells and other molluscs found on West African shores and estuaries*. Ghana Universities Press, Accra, 146 p.
- EGONMWAN (R. I.), 1980. — *On the biology of Tympanotonus fuscatus var. radula (Gastropoda, Prosobranchia, Potamonidae)*. M. S. Thesis, univ. Lagos, Nigeria, 145 p.
- FAGADE (S. O.), 1969. — *Studies on the biology of some fishes and the fisheries of the Lagos lagoon*. Ph. D. Thesis, univ. Lagos, Nigeria, 358 p.
- FOREST (J.), 1956. — Sur une collection de Paguridae de la Côte de l'Or. *Proc. Zool. Soc. London*, 126 (3) : 335-367.
- FOREST (J.), 1958. — Les crustacés anomoures du Musée Royal du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 58 (1-2) : 143-168.
- FOREST (J.), 1966. — Crustacés Décapodes : Pagurides. In : Campagne de la *Calypso* dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956), 17. *Ann. Inst. Océanogr.*, 44 : 125-172.
- FOREST (J.) et CROSNIER (A.), 1966. — Crustacés Décapodes : Alpheidae. In : Campagne de la *Calypso* dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956) et Campagne aux îles du Cap Vert (1959), 19. *Ann. Inst. Océanogr.*, 44 : 199-314.
- FOREST (J.) et GUINOT (D.), 1966. — Crustacés Décapodes : Brachyours. In : Campagne de la *Calypso* dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956), 16. *Ann. Inst. Océanogr.*, 44 : 23-124.
- GALOIS (R.), 1975. — *Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de Penaeus duorarum en Côte-d'Ivoire*. Thèse doct. spécialité, univ. Marseille-Luminy, 120 p.
- GARCIA (S.), 1976. — *Biologie et dynamique des populations de la crevette Penaeus duorarum notialis (Perez-Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire*. Trav. et Doc. Orstom, 79, 271 p.
- GILLES (S.), 1991. — Observations sur le captage et la croissance de l'huître creuse ouest-africaine, *Crassostrea gasar*, en Casamance, Sénégal. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 24 (3) : 197-208.
- GOMEZ (M.), 1975. — *Premières données sur la faune benthique de la lagune Ébrié*. Rapp. DEA, Inst. univ. Écol. Abidjan, 36 p.
- GOMEZ (M.), 1978. — *Données biologiques sur deux peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet*. Thèse doct. spécialité, univ. Nat. Côte-d'Ivoire, Abidjan, 108 p.
- GOMEZ (M.), 1983. — Cycle biologique et production de *Corbula trigona* (Hinds) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire, Afrique de l'Ouest). *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 14 (2) : 37-59.
- GUÉLORGET (O.) et PERTHUISOT (J.-P.), 1983. — *Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement*. ENS Paris, 136 p.
- HARTMANN-SCHRÖDER (G.), 1971. — Zur Unterscheidung von *Neopomatus* Pillai und *Merceriella* Fauvel (Serpulidae, Polychaeta) (Mit neuen Beiträgen zur Kenntnis der

- Ökologie und Röhrenform von *Mercieriella enigmatica* Fauvel). *Mitt. hamburg. zool. Mus. Inst.*, 67 : 7-27.
- HILL (M. B.), 1967. — The life cycles and salinity tolerance of the serpulids *Mercieriella enigmatica* Fauvel and *Hydroides uncinata* (Philippi) at Lagos, Nigeria. *J. Anim. Ecol.*, 36 : 303-321.
- HILL (M. B.) et WEBB (J. E.), 1958. — The ecology of Lagos lagoon. II — The topography and physical features of Lagos Harbour and Lagos lagoon. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, 241 : 319-333.
- HOLTHUIS (L. B.), 1951. — The caridean crustacea of tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, 2 : 7-187.
- HÖVE (H. A. TEN) et WEERDENBURG (J. C. A.), 1978. — A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern, 1921 (Polychaeta : Serpulidae) including *Mercieriella* Fauvel, 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell, 1934, *Merceriellopsis* Rioja, 1945, and *Neopomatus* Pillai, 1960. *Biol. Bull.*, 154 (1) : 96-120.
- HUNTER (J. B.), 1969. — A survey of the oyster population of the Freetown river Sierra Leone with notes on the ecology, cultivation, and possible utilization of mangrove oysters. *Trop. Sci.*, 2 : 278-285.
- INTÈS (A.) et LE LœUFF (P.), 1975. — Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. I. — Polychètes errantes, compte rendu systématique. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 13 (4) : 267-321.
- INTÈS (A.) et LE LœUFF (P.), 1977. — Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. II. — Polychètes sédentaires, compte rendu systématique. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (3) : 215-249.
- JOHANSSON (J.), 1956. — On the anatomy of *Tympanotonus fuscatus* (L.) including a survey of the open pallial oviducts of the Cerithiacea. *Atlantide Rep.*, 4 : 149-166.
- KAMARA (A. B.), 1982. — Preliminary studies to culture mangrove oyster *Crassostrea tulipa* in Sierra Leone. *Aqua-culture*, 27 (3) : 283-294.
- KHLISTOVA (L. M.) et OULIANOVA (V. V.), 1990. — Certaines particularités de la distribution spatiale des larves d'huîtres et de balanes en fonction des saisons. *Bull. Cerescor Conakry*, 10 : 154-165.
- KHOLODOV (V. I.), 1989. — *Biologie et élevage de l'huître de mangrove*. Doc. Cerescor Conakry, 92 p.
- KIRKEGAARD (J. B.), 1959. — The polychaeta of West Africa. Part I : sedentary species. *Atlantide Rep.*, 5 : 7-118.
- KIRKEGAARD (J. B.), 1983. — The polychaeta of west Africa. Part II : Errant species. 1 : Aphroditidae to Nereidae. *Atlantide Rep.*, 13 : 181-240.
- LANG (J.) et PARADIS (G.), 1977. — Un exemple d'environnement sédimentaire bio-détritique non carbonaté marin continental, holocène, en climat intertropical : le domaine margino-littoral du Bénin méridional (ex-Dahomey). *Rev. Géogr. Phys. Géol. dyn.*, 19 (3) : 295-312.
- LEERSNYDER (M. DE) et HOESTLAND (H.), 1963. — Premières données sur la régulation osmotique et la régulation ionique du crabe terrestre *Cardisoma armatum* Herklots. *Cah. Biol. mar.*, 4 : 211-218.
- LEERSNYDER (M. DE) et HOESTLAND (H.), 1966. — Variations du sérum et de l'urine en fonction de la salinité chez le crabe terrestre *Cardisoma armatum* Herklots. *Mem. Soc. sci. nat. math. Cherbourg, sér.* 6, 51 (1) : 43-71.
- LE LœUFF (P.) et INTES (A.), 1974. — Les Thalassinidea (Crustacea, Decapoda) du golfe de Guinée, systématique, écologie. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 12 (1) : 17-69.
- LE RESTE (L.), 1982. — Variations spatio-temporelles de l'abondance et de la taille de la crevette *Penaeus notialis* en Casamance (Sénégal). Actes Symposium international sur les lagunes côtières, Bordeaux, 8-14 septembre 1981. *Oceanologica Acta*, suppl. n° 4 : 327-332.
- LE RESTE (L.), 1984. — Études des variations annuelles de la production des crevettes dans l'estuaire de la Casamance (Sénégal). *Étud. Rev. Cgpm*, 61 (1) : 253-269.
- LE RESTE (L.), 1987. — Influence de la salinité et du courant sur la taille de migration des crevettes *Penaeus notialis* dans l'estuaire de la Casamance. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 279-289.
- LE RESTE (L.) et COLLART-ODINETZ (O.), 1987. — Étude des déplacements de crevettes dans l'estuaire de la Casamance (Sénégal). *Rev. Hydrobiol. trop.* 20 (3-4) : 271-277.
- LEUNG TACK (K. D.) et PAGÈS (J.), 1986. — La croissance des huîtres de palétuvier *Crassostrea gasar* (Adanson) dans la lagune de Joal-Fadiouth. In : *Études des lagunes et estuaires du Sénégal, Casamance et Joal-Fadiouth*. Epeec, rapport final, Dakar : 115-128.
- LEUNG TACK (K. D.) et VINCKE (P. P.), 1984. — Une étude de la population de l'huître de palétuvier, *Crassostrea gasar* (Adanson), dans le Saloum, de Djiffer à Foundiougne. In : *Études des mangroves et estuaires du Sénégal, Saloum et Somone*. Epeec, rapport final, Dakar : 31-46.
- LÉVY (A.), 1970. — *Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux*. Thèse doct. État, univ. Paris-VI, 2 tomes, 396 p.
- LHOMME (F.), 1981. — *Biologie et dynamique de Penaeus notialis (Perez-Farfante, 1967) au Sénégal*. Thèse doct. État, univ. Paris-VI, 248 p.
- LONGHURST (A. R.), 1958. — An ecological survey of the West African marine benthos. *Fish. Publ. Col. Office London*, 11, 102 p.
- MANNING (R. B.) et HOLTHUIS (L. B.), 1981. — West African brachyuran crabs (Crustacea : Decapoda). *Smithsonian Contr. Zool.*, 306, 379 p.
- MARIOGHAE (I. E.), 1980. — *The ecology and commercial fishery of Palaemon (Nematopalaemon) hastatus (Aurivillius, 1898)*. M. S. Thesis, univ. Port Harcourt, Nigeria, 70 p.
- MARIOGHAE (I. E.), 1982. — Notes on the biology and distribution of *Macrobrachium vollenhovenii* and *Macrobrachium*



- macrobrachion* in the Lagos lagoon (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Rev. Zool. afr.*, 96 (3) : 493-508.
- MARIOGHAE (I. E.), 1989. — Trophic relationships of the white estuarine prawn *Nematopalaemon hastatus* (Aurivillius, 1898) (Decapoda, Palaemonidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (4) : 289-294.
- MAROZOVA (A. L.), LEUNG TACK (K. D.), KHOLODOV (V. I.), TROUSEVITCH (V. V.), CAMARA (S.), MASKEVSKI (V. K.), IBRAHIMOV (F. X.), LAMAKIN (P. D.), 1991. — L'ostréiculture en milieux de mangroves (étude de cas en Guinée et au Sénégal). *Sér. doc. Comarraf*, 7, 148 p.
- MASLIN (J.-L.), 1983. — *Les mollusques benthiques d'une lagune du sud du Bénin, le lac Ahémé : les facteurs de leur répartition, dynamique des populations et estimation de la production de Corbula trigona*. Thèse doct. 3<sup>e</sup> cycle, univ. Lyon-I, 152 p. + figures.
- MASLIN (J.-L.), 1986a. — *Démographie et production d'une population de mollusques lamellibranches en milieu lagunaire (Afrique de l'Ouest)*. Thèse doct. État, univ. Lyon-I, 116 p. + annexes.
- MASLIN (J.-L.), 1986b. — Croissance et survie de *Corbula trigona* (mollusque, pélecypode) dans une lagune du Sud-Bénin, le lac Ahémé. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (2) : 109-129.
- MASLIN (J.-L.), 1989. — The salinity tolerance of *Corbula trigona* (Bivalvia : Corbulidae) from a West-African lagoon and its variations. *Arch. Hydrobiol.*, 117 (2) : 205-223.
- MASLIN (J.-L.) et BOUVET (Y.), 1986. — Population dynamics of *Corbula trigona* (Mollusca) in Lake Ahémé, a West African lagoon in Benin. *Oikos*, 46 (3) : 292-302.
- MASLIN (J.-L.) et BOUVET (Y.), 1988. — Métabolisme respiratoire de *Corbula trigona* (mollusque, pélecypode) d'une lagune du Sud-Bénin. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 9-19.
- MASLIN (J.-L.) et LEVET (D.), 1992. — The distribution of benthic molluscs in a coastal lagoon in Benin (West Africa). *Arch. Hydrobiol.*, 124 (1) : 89-107.
- MASLIN (J.-L.) et PATTEE (E.), 1989. — The production of *Corbula trigona* (Bivalvia) in relation to its demographic strategies in a West African lagoon. *Oikos*, 55 (2) : 194-204.
- MILLER (C. G.), 1971. — Commercial fishery and biology of the freshwater shrimp, *Macrobrachium*, in the lower St Paul River, Liberia, 1952-1953. *Contrib. 141. Nat. Mar. Serv., Trop. Atl. Biol. Lab. Miami, Spec. Rep. — Fish.*, 13 p.
- MOLL (F.) et ROCH (F.), 1937. — Die geographische Verbreitung des Terebratuliden in Afrika. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 22 (2) : 161-189.
- MONOD (T.), 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mem. Ifan*, 45, 674 p.
- MONOD (T.), 1980. — Décapodes. In : Durand (J.-R.) et Lévêque (C.) éd. : *Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne*, tome 1. IDT, Orstom, Paris, 44 : 369-389.
- MONOD (T.), NICKLÈS (M.), MOLL (F.), 1952. — Xylophages et pétricoles ouest-africains. *Cal. Ifan*, 9, 145 p., 12 pl.
- MONTAILLET (J.), 1979. — Modification expérimentale de la coquille de *Tympanolonus fuscatus* par changement de milieu dans le delta du Sénégal. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289, sér. D : 105-108.
- MONTAILLET (J.) et PLAZIAT (J.-C.), 1979. — Le milieu et la faune testacée de la basse vallée de la Gambie. *Bull. Ifan*, A, 41 (3) : 443-474.
- MONTAILLET (J.) et PLAZIAT (J.-C.), 1980. — Le milieu et la faune testacée de la basse vallée de la Casamance. *Bull. Ifan*, A, 42 (1) : 70-95.
- NICKLÈS (M.), 1950. — *Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique*. Manuels ouest-africains, Le Chevalier éd., Paris, 2, 10 + 269 p.
- NICOU (R.), 1960. — Influence du milieu extérieur sur la teneur en chlorures de l'hémolymphe d'*Uca tangeri* (Eyd.). *Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar*, 5 : 135-156.
- ODDO (E.), 1986. — *Feeding behaviour of arboreal crabs in mangrove swamps near Dawes island. A study in plant herbivore interactions*. Unesco Mab Nigerian wetlands workshop, Bonny River session, 27-29 august 1986, abstracts, 4.
- OKERA (W.), 1976. — Observations on some population parameters of exploited stocks of *Senilia senilis* (= *Arca senilis*) in Sierra Leone. *Mar. Biol.*, 38 : 217-229.
- OYENEKAN (J. A.), 1975. — *A survey of the Lagos lagoon benthos (with particular reference to the Mollusca)*. M. S. Thesis, univ. Lagos, Nigeria.
- OYENEKAN (J. A.), 1979. — The ecology of the genus *Pachymelania* in Lagos lagoon. *Arch. Hydrobiol.*, 106 (4) : 559-566.
- OYENEKAN (J. A.), 1984. — The genital ducts of *Pachymelania* (Gastropoda ; Cerithiacea ; Thiaridae) in Nigeria. *Biol. afr.*, 1 : 31-38.
- OYENEKAN (J. A.), 1989. — Effects of temperature, salinity and sediments on the distribution of *Iphigenia truncata* (von Martens) in Lagos lagoon (Nigeria). In : Iloba (C.) éd. : *Ecological implications in the development of water bodies in Nigeria*. Nat. Inst. Fresh. Fish. Res. New Bussa (Nigeria) : 142-151.
- OYENEKAN (J. A.) et BOLUFAWI (J. E.), 1986. — The ecology of *Iphigenia truncata* in Lagos lagoon. *Arch. Hydrobiol.*, 106 (4) : 559-566.
- PANTOUSTIER (G.), 1982. — Contribution à la biologie des crabes du genre *Callinectes* Stimpson, 1960 (Decapoda, Portunidae) de la Côte-d'Ivoire. Leur répartition dans la lagune Ébrié. *Centre Rech. Océanogr. Abidjan, NDR* 08/1982, 11 p.
- PLAZIAT (J.-C.), 1973. — Répartition des mollusques amphibiens de quelques estuaires et littoraux à mangrove (Nouvelle Calédonie et Cameroun). Rôle de la salinité dans les modifications locales des peuplements de mangrove. *Halictis*, 4 : 167-177.

- PLAZIAT (J.-C.), 1977. — Les Cérithidés tropicaux et leur polymorphisme lié à l'écologie littorale des mangroves. *Malacologia*, 16 (1) : 35-44.
- POWELL (C. B.), 1979. — Three alpheid shrimps of a new genus from West African fresh and brackish waters : taxonomy and ecological zonation (Crustacea Decapoda Natantia). *Rev. Zool. afr.*, 93 (1) : 116-150.
- POWELL (C. B.), 1986. — Occurrence of the indo-pacific prawn *Macrobrachium equidens* in West Africa (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (2) : 75-79.
- POWELL (C. B.) et CLARK (A. M.), 1986. — *A new exotic pest of artisanal fisheries in the Bonny estuary : the indo-pacific sea urchin Temnopleurus toreumaticus Leske*. Unesco Mab Nigerian wetlands workshop, Bonny River session, 27-29 august 1986, abstracts, 6.
- POWELL (C. B.) et DEEKAE (S. N.), 1986. — *A survey of the mollusca of the Bonny estuary*. Unesco Mab Nigerian wetlands workshop, Bonny River session, 27-29 august 1986, abstracts : 5-6.
- POWELL (C. B.), HART (A. I. A.), DEEKAE (S. N.), 1987. — *Market survey of the periwinkle Tympanotonus fuscatus in Rivers State : sizes, prices, trade routes and exploitation levels*. Proceedings of the 4th annual conference of the Fisheries Society of Nigeria, Port Harcourt, 26-29 november 1985 : 55-61.
- RANCUREL (P.), 1971. — *Les Teredinae (mollusques lamelli-branches) dans les lagunes de Côte-d'Ivoire*. Mém. Orstom, 47, 232 p.
- REID (D. M.), 1951. — Report on the Amphipoda (Gammariidae and Caprellidae) of the coast of tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, 2 : 189-292.
- ROMANOVA (Z. A.), 1988. — *Croissance et reproduction de l'huître de mangrove C. tulipa L. (Atlantique tropicale, partie guinéenne)*. Naoukova Doumka, Kiev : 295-300.
- ROMANOVA (Z. A.) et DIALLO (M. D.), 1990. — Caractéristiques écologiques et physiologiques de la population d'huître de mangrove *C. tulipa* le long de la presqu'île de Kaloum. *Bull. Cerescor Conakry*, 10 : 113-125.
- RULLIER (F.), 1955. — Station nouvelle de *Merceriella enigmatica* sur la Côte-d'Ivoire. *Vie et Milieu*, 6 : 288-289.
- SAGUA (V. O.), 1980. — Observations on the ecology and some aspects of reproduction biology of the small white shrimp *Palaemon hastatus* Aurivillius (Crustacea : Palaemonidae) in the Lagos area of Nigeria. *Bull. Ifan*, A, 42 (2) : 280-295.
- SAINT-LAURENT (M. DE) et LE LœUFF (P.), 1979. — Crustacés décapodes Thalassinidea. I — Upogebiidae et Callinassidae, In : Campagnes de la *Calypso* au large des côtes atlantiques africaines (1956 et 1959), 22. *Ann. Inst. Océanogr.*, 55, fasc. suppl. : 29-101.
- SANDISON (E. E.), 1962. — The populations of *Balanus amphitrite* var. *stultsburi* on the guinean coast. *Proc. Zool. Soc. London*, 138 (4) : 511-542.
- SANDISON (E. E.), 1966a. — The effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Balanus pallidus stultsburi* Darwin in Lagos Harbour, Nigeria. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 363-378.
- SANDISON (E. E.), 1966b. — The effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Gryphaea gasar* ([Adanson] Dautzenberg) in Lagos Harbour, Nigeria. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 379-389.
- SANDISON (E. E.) et HILL (M. B.), 1966. — The distribution of *Balanus pallidus stultsburi*, Darwin, *Gryphaea gasar* ([Adanson] Dautzenberg), *Merceriella enigmatica* Fauvel and *Hydroides uncinata* (Philippi) in relation to salinity in Lagos Harbour and adjacent creeks. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 235-250.
- SECK (A. A.), 1985. — *L'exploitation des mollusques dans le cadre d'un aménagement de la mangrove sénégalaise : le cas des huîtres et des arches*. Mém. DEA, univ. Dakar, 138 p.
- STUBBINGS (H. G.), 1961. — *Cirripedia thoracica* from tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, 6 : 7-42.
- TATTERSAL (O. S.), 1961. — Mysidacea from the coast of tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, 6 : 143-160.
- TEBBLE (N.), 1955. — The polychaete fauna of the Gold Coast. *Bull. Brit. Mus. Nat. Zool. London*, 3 (2) : 61-148.
- UDO (P. J.) et TAEGER (M.), 1991. — Respiratory responses of the crustacea *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1857) to various salinities. *Aquacult. Fish. Manage.*, 22 (3) : 351-356.
- VALOVAYA (N. A.) et KABA (M. S.), 1990. — Particularités biologiques de la reproduction de l'huître de mangrove *C. tulipa*. *Bull. Cerescor Conakry*, 10 : 126-137.
- VILLE (J.-P.), 1970a. — Recherches sur la reproduction des *Macrobrachium* des lagunes ivoiriennes. I — La fécondité précoce chez les *Macrobrachium* de Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, 3 (1) : 253-262.
- VILLE (J.-P.), 1970b. — Recherches sur la reproduction des *Macrobrachium* des lagunes ivoiriennes. II — Migrations liées à la reproduction chez les *Macrobrachium* de Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, 3 (1) : 263-267.
- VILLE (J.-P.), 1971a. — Écologie des *Macrobrachium* de Côte-d'Ivoire. I — Rôle de la température et de la salinité. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, 4 (1) : 317-324.
- VILLE (J.-P.), 1971b. — Biologie de la reproduction des *Macrobrachium* de Côte-d'Ivoire. III — Description des premiers stades larvaires de *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1857). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, 4 (1) : 325-341.
- VILLE (J.-P.), 1972. — Cycle ovarien saisonnier chez *Macrobrachium vollenhovenii* (Herklots, 1857), Décapode, Palaemonidae, en Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Écologie*, 5 (1) : 561-576.

- WEBB (J. E.), 1956. — Cephalocordata of the coast of tropical West Africa. *Allantide Rep.*, 4 : 167-182.
- WEBB (J. E.), 1958. — The ecology of Lagos lagoon. III — The life history of *Branchiostoma nigeriense* Webb. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, 241 : 335-353.
- WEBB (J. E.) et HILL (M. B.), 1958. — The ecology of Lagos lagoon. IV — On the reaction of *Branchiostoma nigeriense* Webb to its environnement. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, 241 : 355-391.
- WOLFF (W. J.), GUEYE (A.), MEISBOOM (A.), PIERSMA (T.), SALL (M. A.), 1987. — Distribution, biomass, recruitment and productivity of *Anadara senilis* (L.) (Mollusca; Bivalvia) on the Banc d'Arguin (Mauritania). *Neth. J. Sea Res.*, 21 (3) : 243-253.
- YANKSON (R.), 1982. — Gonad maturation and sexuality in the west african bloody cockle, *Anadara senilis* (L.). *J. moll. Stud.*, 28 : 294-301.
- YOLOYE (V.), 1969. — *On the biology of the West African bloody cockle, Anadara (Senilia) senilis* L. Ph. D. Thesis, univ. Ibadan, Nigeria, 137 p.
- YOLOYE (V.), 1974a. — The validity of the subgenus *Senilia* (Bivalvia : Arcidae, Anadarinae, *Anadara*). *Proc. malac. Soc. London.*, 41 : 21-24.
- YOLOYE (V.), 1974b. — The sexual phases of the West African bloody cockle *Anadara senilis* (L.). *Proc. malac. Soc. London.*, 41 : 25-27.
- YOLOYE (V.), 1975. — The habits and functional anatomy of the West African bloody cockle *Anadara senilis* (L.). *Proc. malac. Soc. London.*, 41 : 277-299.
- YOLOYE (V.), 1976. — The ecology of the West African bloody cockle *Anadara (Senilia) senilis* L. *Bull. Ifan*, A, 38 (1) : 25-56.
- YOLOYE (V.), 1977. — The biology of *Iphigenia truncata* (Monterosato) (Bivalvia Tellinacea). *Malacologia*, 16 (1) : 295-301.
- YOLOYE (V.) et ADEGOKE (O. S.), 1977. — A new species of *Neritina* (Archeogastropoda, Neritidae) from the Lagos lagoon. *Malacologia*, 16 (1) : 303-309.
- YONGE (C. M.), 1955. — A note on *Arca (Senilia) senilis* Lamark. *Proc. malac. Soc. London.*, 31 : 202-208.
- ZABI (G. S.), 1982. — Répartition et abondance des espèces de la macrofaune benthique de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (1) : 73-96.
- ZIBROVIUS (H.), 1973. — Serpulidae (Annelida Polychaeta) des côtes ouest de l'Afrique et des archipels voisins. *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, 207 : 1-93.
- ZIBROVIUS (H.), 1978. — Introduction du polychaete Serpulidae japonais *Hydroides ezoensis* sur la côte atlantique française et remarques sur la propagation d'autres espèces de Serpulidae. *Téthys*, 8 (2), 1976 : 141-150.